Н. А. Курчанов

АНТРОПОЛОГИЯ И КОНЦЕПЦИИ БИОЛОГИИ

Санкт-Петербург
СпецЛит

SHOUT
SHARE
IT

Annotation

В настоящем пособии освещены фундаментальные вопросы современной биологии (сущность жизни, ее молекулярные основы, генетическая информация, онтогенез, эволюция) и антропологии (место человека в живой природе, антропогенез, филогенетическое наследие в поведении человека, эволюция мозга и психики). Показано место антропологии в системе человекознания, рассмотрены пути синтеза естественно-научных и гуманитарных подходов к изучению человека. В качестве примера такого синтеза представлен материал по экологии и системному анализу.

Предельная концентрация информации и широта охвата материала делают книгу хорошим помощником для студентов, преподавателей и научных сотрудников самых разных специальностей, в первую очередь антропологов, психологов, медицинских работников. Она может быть использована также в качестве справочника при изучении антропологии, концепций естествознания, экологии, общей биологии на спецкурсах, посвященных природе человека.

- Николай Анатольевич Курчанов
  -
  - Условные сокращения
  - Предисловие
  - Глава 1. Феномен жизни и феномен человека
    -
    - 1.1. Современные представления о сущности жизни
      -
      - Сложность определения жизни
      - Структурно-функциональные уровни организации жизни
      - Концепции происхождения жизни
    - 1.2. Система биологических наук
    - 1.3. Система человекознания
      -
      - Уникальность положения человека в природе
      - Человекознание и проблема редукционизма
      - Антропология в системе человекознания
  - Глава 2. Молекулярные основы жизни

- 2.1. Органические соединения в составе живых организмов
  - Разнообразие органических соединений
  - Углеводы
  - Липиды
  - Белки
- 2.2. Нуклеиновые кислоты
  - Дезоксирибонуклеиновая кислота
  - Рибонуклеиновая кислота
  - Свободные нуклеотиды
- 2.3. Обмен веществ и энергии
- 2.4. Фотосинтез и хемосинтез
  - Понятие фотосинтеза
  - Стадии фотосинтеза
  - Бактериальный фотосинтез и хемосинтез
- 2.5. Биологическое окисление
  - Анаэробный распад
  - Аэробный распад
  - Ключевая роль цикла Кребса в метаболизме клетки

○ Глава 3. Генетическая информация

- 3.1. Воспроизведение и реализация генетической информации
  - Репликация ДНК
  - Транскрипция
  - Генетический код
  - Трансляция
  - Поток информации в природе
- 3.2. Информационная система клетки
  - Клеточное ядро
  - Структурно-функциональная организация хромосом
  - Полуавтономные структуры
  - Клеточный цикл
  - Митоз
  - Мейоз

- 3.3. Свойства генетической информации
  -
  - Проявление генетической информации
  - Изменчивость
- Глава 4. Размножение и индивидуальное развитие организмов
  -
  - 4.1. Виды размножения
    -
    - Бесполое размножение
    - Половое размножение
  - 4.2. Основные понятия биологии развития
    -
    - Онтогенез и прогенез
    - Разнообразие жизненных циклов в природе
    - Оплодотворение
    - Эмбриогенез и постэмбриогенез
  - 4.3. Гаметогенез и эмбриогенез у животных
    -
    - Происхождение и развитие половых клеток животных
    - Регуляция гаметогенеза
    - Стадии зиготы и дробления
    - Гаструляция
    - Органогенез и гистогенез
    - Критические периоды развития
  - 4.4. Теоретическое значение и проблемы биологии развития
    -
    - Проблема механизма развития в истории эмбриологии
    - Проблема детерминации и дифференциации клеток
- Глава 5. Биологическая эволюция
  -
  - 5.1. «Эволюция эволюции»
  - 5.2. Микроэволюция
    -
    - Генетика популяций
    - Факторы эволюции
    - Естественный отбор
    - Половой отбор
  - 5.3. Видообразование
  - 5.4. Макроэволюция

- Проблемы макроэволюции
- Филогенез и онтогенез
- Гетерохрония
- 5.5. Альтернативные теории и синтез идей эволюционизма
  - Ламаркизм
  - Ортогенез
  - Сальтационизм
  - На пороге нового синтеза
- 5.6. Понятие прогресса в биологии

○ Глава 6. Биоразнообразие

- 6.1. Принципы систематики
  - Категории систематики
  - Систематика и филогения
- 6.2. Система живой природы
  - История взглядов на систему природы
  - Прокариоты и эукариоты
  - Положение вирусов в системе живой природы
  - Мегасистема эукариот
- 6.3. Строение и происхождение эукариотической клетки
  - Структура эукариотической клетки
  - Митохондрии
  - Пластиды
  - Теория симбиотического происхождения эукариотической клетки
- 6.4. Многоклеточные организмы
  - Растения
  - Систематика Tracheophyta:
  - Грибы
  - Животные
  - Членистоногие и хордовые

○ Глава 7. Место человека в системе живой природы

- 7.1. Характеристика и систематика млекопитающих
- 7.2. Отряд приматы

- Система приматов
- Систематика надсемейства Anthropoidea и место в нем человека

- Глава 8. Антропогенез
  - 8.1. История основных антропологических открытий
  - 8.2. Этапы антропогенеза
    - Возникновение филогенетической линии, ведущей к человеку
    - Происхождение и эволюция австралопитеков
    - Возникновение рода Homo
    - Архантропы
    - Гейдельбергский человек
    - Неандертальцы
    - Возникновение и эволюция человека современного типа
  - 8.3. Морфогенез в эволюции человека
    - Явление педоморфоза в антропогенезе
    - Эволюционные истоки морфологических особенностей человека
  - 8.4. Образование человеческих рас
- Глава 9. Филогенетические основы поведения человека
  - 9.1. История вопроса
  - 9.2. Эволюция и социальная организация общества
    - Иерархии доминирования
    - Индоктринация
    - Агрессивность
    - Альтруизм
    - Филогенетическое наследие и психопатология
  - 9.3. Социальные вопросы пола
    - Филогенетическое наследие и половое поведение человека
    - Половой отбор в эволюции человека
    - Брачное поведение человека

- 9.4. Филогенетическое наследие и будущее человечества
  -
  - Филогенетическое наследие и цивилизация
  - Экологический кризис
  - Филогенетические программы поведения человека на фоне перенаселенности
- Глава 10. Эволюция психики и возникновение культуры
  -
  - 10.1. Эволюция мозга
    -
    - Направления эволюции нервной системы
    - Эволюция мозга позвоночных
    - Особенности эволюции мозга млекопитающих и человека
  - 10.2. Мозг и психика
    -
    - Неоднозначность понятия психики
    - Палеопсихология
    - Психика и поведение человека – эволюционный подход
  - 10.3. Феномен сознания
    -
    - Сложность определения сознания
    - Проблема наличия сознания у животных
    - Нейробиологические подходы к проблеме сознания
    - Язык и речь в антропогенезе
  - 10.4. Культурная антропология и палеопсихология
    -
    - Культурная антропология как наука
    - Проблемы палеопсихологии в трудах классиков культурной антропологии
  - 10.5. Мифология и искусство в русле культурной антропологии
    -
    - Мифология
    - Искусство
- Глава 11. Экологические закономерности в природе
  -
  - 11.1. Экология как междисциплинарная наука

- 11.2. Популяционная экология
  -
  - Экологическая характеристика популяции
  - Экологическая ниша
- 11.3. Экологические факторы
  -
  - Виды экологических факторов
  - Диапазон действия экологических факторов
  - Температура
  - Влажность
  - Свет
- 11.4. Взаимоотношения организмов в природе
  -
  - Типы взаимоотношений организмов
  - Эволюционные стратегии популяций
  - Экология и когнитивная этология
- 11.5. Экология сообществ
  -
  - Биоценоз и экосистема
  - Экологическая сукцессия
  - Биосфера

○ Глава 12. Системный подход в естествознании

-
- 12.1. Формирование системного подхода
  -
  - Первые системные концепции
  - Синергетика
- 12.2. Фундаментальные вопросы естествознания с позиции системного подхода
  -
  - Происхождение жизни
  - Психофизиологическая проблема

○ Литература

Николай Анатольевич Курчанов Антропология и концепции биологии. Учебное пособие

© ООО «Издательство „СпецЛит”», 2006

Условные сокращения

аа-т-РНК – аминоацил (комплекс) с транспортной РНК
АТФ – аденозинтрифосфорная кислота
ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота
м-РНК (и-РНК) – матричная (информационная) РНК
НАД – никотинамидадениндинуклеотид
НАДФ – никотинамидадениндинуклеотидфосфат
НАДФ-H_2 – никотинамидадениндинуклеотидфосфат восстановленный
ПВК – пировиноградная кислота
ППК – первичные половые клетки
РБФ – рибулозобифосфат
РНК – рибонуклеиновая кислота
р-РНК – рибосомальная РНК
СТЭ – синтетическая теория эволюции
т-РНК – транспортная РНК
ФАД – флавинадениндинуклеотид
цАМФ – циклический аденозинмонофосфат
ЩУК – щавелево-уксусная кислота
ЭПС – эндоплазматическая сеть
CoA – кофермент А
mi-ДНК – митохондриальная ДНК

Предисловие

На протяжении XX века роль биологии в жизни общества постоянно возрастала. Выдающиеся открытия выдвинули ее на передний край естествознания, внесли существенный вклад в построение научной картины мира.

XXI век выдвигает биологию на ключевые позиции в решении глобальной проблемы сохранения природы и человечества. Основной причиной этого является углубляющийся экологический кризис на Земле. Необычайно велико значение биологии для познания природы человека, который до сих пор остается одной из крупнейших загадок мироздания. В последнее время биология активно осваивает гуманитарную сферу, что вылилось в появление целых направлений. Стали весьма популярны исследования биологических истоков таких явлений, как искусство, власть, агрессивность, альтруизм, любовь, ксенофобия и многих других.

Базовой наукой человекознания является ***антропология*** – это название и переводится как «наука о человеке». В связи со спецификой изучаемого объекта она находится на стыке биологических и гуманитарных дисциплин. Однако плодотворного синтеза этих составляющих в рамках единой науки до сих пор не произошло. Антропология сама оказалась чрезвычайно раздробленной дисциплиной по причине традиционной отчужденности гуманитарных направлений от естествознания. Следствием этого является недостаточность естественно-научной подготовки антропологов «гуманитарного» профиля.

Крайне необходимо расширить биологическую составляющую при подготовке психологов. Эта точка зрения в последнее время находит международную поддержку. В результате опроса, проведенного накануне XXI века, 30 крупнейших психологов Европы единодушно высказали мнение о том, что развитие психологии будет определяться ее интеграцией с биологией, особенно с генетикой. Такие идеи уже реализуются в эволюционной психологии – новом перспективном направлении.

Здесь можно вспомнить деятельность известного американского биохимика А. Ленинджера по внедрению курса биохимии как обязательного в программы ***всех*** специальностей университетов. Курс биохимии, знакомящий с «кирпичиками» жизни, А. Ленинджер рассматривал как основополагающий для формирования мировоззрения любого специалиста.

Все эти факты заставляют пересмотреть место и значение

биологических дисциплин в образовании. В учебные планы наших гуманитарных факультетов и даже некоторых технических вузов постепенно вводятся биологические дисциплины: *концепции современного естествознания, биология с основами экологии, биокибернетика, биологические основы культуры, биотехнология, биологические основы поведения* и др. На психологических факультетах отдельным курсом читается антропология. Следует особо подчеркнуть, что студентам необходимо получить всестороннюю общебиологическую подготовку, а не отрывочную информацию «практического значения».

Именно эти соображения и послужили причиной написания пособия, в котором биологический материал дается на научном, а не популярном уровне, но вместе с тем достаточно доступно.

Глава 1. Феномен жизни и феномен человека

Явление ***Жизни*** представляет собой самую сложную и самую интригующую загадку мироздания. С древних времен человек пытается познать эту тайну, однако природа не спешит раскрывать свои секреты.

1.1. Современные представления о сущности жизни

Жизнь во всех ее формах и проявлениях изучает биология. Предметом биологии является многообразие вымерших и ныне существующих организмов, их строение и функции, происхождение и эволюция, размножение и развитие, взаимоотношения друг с другом и с окружающей средой.

Сложность определения жизни

Определяя биологию как науку о жизни, мы сразу же сталкиваемся с самым сложным ее вопросом: а что же такое «жизнь»? Несмотря на обилие рассуждений по этому поводу, дать однозначное определение и сегодня не представляется возможным. При любом подходе мы постоянно будем испытывать затруднения в проведении границы «живое – неживое». Вся история биологии представляет собой арену борьбы вокруг главного вопроса двух концепций – материализма и витализма.

Материализм исходит из первичности материи и материальности всего окружающего мира. Концепция витализма декларирует, что живая система, помимо материальных частиц, обладает еще каким-либо фактором нематериальной природы. В истории биологии этот фактор имел самые разные названия: «витальный дух», «энтелехия», «биополе» и т. п.

Многократно похороненный за последние столетия витализм оказался исключительно живучим. «Ренессанс» парапсихологии в конце XX века лишний раз подтвердил, что витализм не собирается уходить со сцены. Хотя официальная наука давно поставила перед витализмом высокий шлагбаум, его сторонники настойчиво будоражат общественное мнение, часто спекулируя на сложности самого понятия «жизнь» и обилии нерешенных биологических проблем.

Кроме того, в истории биологии неоднократно предпринимались попытки сформировать концепцию «третьего пути», однако их пока нельзя признать удачными.

В рамках научной методологии практически во всех определениях жизни, предложенных разными авторами, подчеркивается необходимость применения ***совокупности*** критериев, поскольку отдельные критерии могут быть свойственны и неживой материи. К ряду фундаментальных критериев жизни обычно относят *обмен веществ и энергии,*

самовоспроизведение, развитие, гомеостаз. В последнее время в биологию активно внедряются принципы системного подхода, что также находит свое отражение в новых определениях жизни, еще больше увеличивая их количество.

К числу неотъемлемых атрибутов жизни относится ее структурная иерархия.

Структурно-функциональные уровни организации жизни

В биологии различают несколько структурно-функциональных уровней организации живой материи.

Молекулярный уровень. Характеризуется биохимическими веществами, составляющими живой организм.

Клеточный уровень. Представляет клетку как структурную единицу жизни.

Тканевый уровень. Совокупность сходных по строению и происхождению клеток формирует ткани многоклеточного организма.

Органный уровень. Органом называется структура многоклеточного организма, состоящая из определенных тканей и выполняющая определенную функцию.

Организменный уровень. Особь или организм как целое – элементарная единица жизни. Вне особи жизнь не существует. Этот уровень характеризуется огромным разнообразием форм, которые классифицируются систематикой.

Популяционно-видовой уровень. Совокупность особей одного вида, населяющих определенную территорию, формирует популяцию – элементарную единицу эволюции.

Экосистемный уровень. Устойчивые сложившиеся сообщества популяций разных видов, связанные между собой и с окружающей средой, формируют экосистему.

Биосферный уровень. Все явления жизни на Земле формируют целостную динамичную систему – биосферу.

Концепции происхождения жизни

С вопросом о сущности жизни неразрывно связан вопрос о ее происхождении. Существует несколько концепций происхождения жизни на Земле.

Креационизм. Преподносит возникновение жизни как результат творческого акта Высшего существа в какое-то определенное время. Единичный акт сотворения мира нельзя ни доказать, ни опровергнуть, поэтому он не может рассматриваться

в рамках научного мировоззрения.

Гипотеза панспермии. Была окончательно сформулирована шведским ученым С. Аррениусом в 1895 г. Согласно ей, жизнь была занесена на Землю из космоса. Нет никаких достоверных фактов, подтверждающих гипотезу панспермии, равно как и опровергающих ее. Но если даже будет доказано внеземное происхождение жизни на Земле, это не снимет вопрос об изначальном возникновении жизни как феномена.

Гипотеза биохимической эволюции. Предполагает последовательную смену этапов химической эволюции, которая приводит к образованию первичных простейших клеток, способных к самовоспроизведению. К настоящему времени, несмотря на ряд нерешенных вопросов, эта гипотеза является единственной приемлемой в рамках научной методологии. Современные подходы к интерпретации биохимической эволюции мы рассмотрим в последней главе.

1.2. Система биологических наук

Биология представляет собой сложную систему специальных дисциплин. Их обилие порождает различные системы классификации биологических наук: по изучению жизни на определенном уровне организации (биохимия, цитология, анатомия и т. д.), по объекту исследования (ботаника, зоология, микробиология и т. д.), по характеру процессов и явлений (генетика, физиология, экология и т. д.). «Классические» биологические дисциплины имеют свои разделы. Например, зоология включает в себя энтомологию, орнитологию, герпетологию и др.; генетика – цитогенетику, молекулярную генетику, генетику популяций и др.; физиология – нейрофизиологию, физиологию сенсорных систем, психофизиологию и др. Эти разделы, в свою очередь, подвергаются дальнейшему прогрессирующему дроблению.

Из-за обилия специальных дисциплин в биологии, как нигде, остро стоит проблема узкой специализации, которая является злободневной проблемой всей современной науки. Вследствие центробежной дифференциации наука XX века уже перешагнула тот рубеж, за которым нарушается гармония системы «анализ – синтез». Наука начинает терять свою целостность. Поэтому в наши дни, как никогда, актуальна подготовка специалистов с широким кругозором, способных синтезировать накопленные знания.

Уже давно на базе биологии сформирован ряд междисциплинарных наук: биофизика, биохимия, бионика и др. Внутри биологии образуются свои новые «синтетические» области исследований: нейробиохимия, психогенетика, биология развития, эволюционная экология и др.

Новые направления призваны решать самые острые проблемы переднего края науки. В общетеоретическом плане основные биологические вопросы отличаются удивительной «стабильностью». В конце 1960-х годов один из основателей молекулярной генетики Г. Стент отметил, что у биологии осталось три ключевых вопроса (Stent G., 1969).

1. Как возникла жизнь?

2. Как оплодотворенная клетка развивается в многоклеточный организм?

3. Как мозг обрабатывает информацию?

Эти вопросы являются актуальными и сейчас, спустя много лет, хотя некоторые биологи, возможно, добавили бы в список фундаментальных проблем и другие пункты.

В последние годы биология активно осваивает новые сферы, вторгаясь в традиционные области исследований гуманитарных дисциплин: психологии, социологии, культурологии. На новой ниве она не всегда находит понимание, а иногда встречает и явно враждебный прием. Отсутствие взаимопонимания «естественников» и «гуманитариев» можно было наблюдать при рождении этологии человека, при появлении социобиологии и в настоящее время – эволюционной психологии. Причины такой конфронтации будут проанализированы в главе, посвященной поведению человека.

1.3. Система человекознания

Ни один объект живой природы не интересует человека в такой степени, как он сам. Вот почему многие науки занимаются этим «объектом». Оразовалась определенная совокупность знаний о человеке, которую можно назвать «человекознанием». Однако из-за глубоких различий методологических подходов эта совокупность знаний не приобрела вид логически стройной системы. Построение такой системы – дело науки будущего.

Уникальность положения человека в природе

Человек является носителем сознания – второй величайшей загадки природы. Даже оставляя в стороне вопрос, только ли человек владеет сознанием, мы с полным правом можем сказать, что он представляет собой особое явление мироздания – феномен человека. Недаром в некоторых философских учениях Древнего мира, Возрождения и Нового времени человек рассматривался как «микрокосмос», т. е. зеркало и символ Вселенной.

В результате развития сознания человек создал свою «среду обитания» – цивилизацию. Но создав ее, человек во многих аспектах оказался в антагонистических отношениях с породившей его природой. Этот антагонизм проявляется не только во внешних отношениях, примером чего может служить усугубляющийся экологический кризис, но и во внутреннем мире человека. Оставаясь природным существом, человек оказался одновременно и в другой среде – цивилизации. Закономерности функционирования двух «стихий» отнюдь не согласованы, и в этом заключается главная сложность существования человека.

Попутно заметим, что ни одно из направлений психологии и биологии не смогло дать удовлетворительное объяснение феномену сознания. Происхождение сознания остается второй крупнейшей загадкой Природы, наряду с проблемой происхождения жизни.

Человекознание и проблема редукционизма

Анализируя сложность взаимоотношений разных аспектов природы человека, нельзя обойти вниманием диспуты вокруг проблемы редукционизма. **Редукционизм** – это методологический принцип, согласно которому сложные явления могут быть объяснены на основе законов простых.

В психологии примером редукционизма может служить объяснение проявлений психики и поведения человека исключительно биологическими закономерностями. Попутно заметим, что базовой наукой в изучении биологических основ поведения человека является генетика. Часто понятия «генетический» и «биологический» в популярной литературе употребляют как синонимы.

История самой биологии – это долгие споры вокруг проблемы физического редукционизма, т. е. проблемы сводимости законов биологии к законам физики и химии (является ли биология разделом физики?). Не вдаваясь в детали сложной проблемы редукционизма, отметим, что оснований для сведения законов биологии к фундаментальным физическим законам нет, что подтверждают принципы системного подхода, рассмотренные выше.

Ярлыку биологического редукционизма в психологии обычно придается явно негативная окраска. Однако часто он является следствием непонимания психологами закономерностей биологической детерминации, утрирования дилеммы «наследственность – среда». Наоборот, правильное понимание законов биологии (в частности, такого фактора, как норма реакции генотипа) позволило бы прекратить многие необоснованные споры о «биологическом редукционизме». Но чтобы понимать, надо знать!

В общетеоретическом синтезе биологических знаний, о котором говорилось выше, нуждается не только сама биология. Естественнонаучная база – необходимая предпосылка развития и многих других наук, особенно наук о человеке (Курчанов Н. А., 2000; 2003).

Антропология в системе человекознания

Особое место в системе биологических наук занимает антропология – «наука о человеке». Судя по названию, именно антропология должна быть той синтетической наукой о человеке, которая служит базой для всего человекознания. Однако в настоящее время мы не можем этого констатировать. Человека изучает такое множество разных наук, использующих столь огромное число разных методологических подходов, что сформировать «синтетическую» науку, действительно, сложно.

Сегодня термин «антропология» употребляется в двух основных значениях: как раздел биологии (так называемая физическая антропология), посвященный проблемам антропогенеза и морфологическим особенностям человека, и как

раздел культурологии (так называемая культурная антропология), изучающий динамику развития культуры в человеческом обществе. Причем и биологи, и культурологи часто употребляют термин «антропология», подразумевая именно свою науку, что лишний раз показывает отчужденность данных направлений.

Кроме того, в середине XX века в Германии возникло новое философское направление – ***философская антропология***, – базирующееся на методологических установках М. Шелера (1874–1928), Г. Плеснера (1892–1985), А. Гелена (1902–1976) и претендующее на синтез различных наук для постижения природы человека. В дальнейшем философской антропологией стали называть всю проблематику философии человека.

Во второй половине XX века термин «антропология» стал широко применяться для обозначения самых различных направлений, без четких границ области исследований (историческая антропология, политическая антропология, экономическая антропология и т. д.). Часто такие направления исчезали, не успев родиться. Однако столь вольное обращение с терминами не безболезненно для научной дисциплины, поэтому стандартизация терминологии является насущной необходимостью.

Антропология как естественно-научная дисциплина должна стать фундаментом «человекознания». Необходимо разработать методологические подходы для плодотворной интеграции достижений всех наук о человеке: генетики, психологии, культурологии, нейрофизиологии, этологии человека, социобиологии, биологии развития и многих других. Только тогда мы сможем надеяться на постижение феномена человека!

Глава 2. Молекулярные основы жизни

Фундаментальную роль в структуре живой материи играет первый уровень ее организации – молекулярный. На этом уровне анализируются химические вещества, составляющие живой организм, взаимосвязь их структуры и функции.

Все имеющиеся в клетке биохимические соединения можно разделить на неорганические (*вода и минеральные соли*) и органические (*соединения углерода*).

2.1. Органические соединения в составе живых организмов

Органические соединения характерны только для живых организмов. Можно сказать, что жизнь на Земле построена на основе углерода, который обладает рядом уникальных свойств. Основное значение для выполнения роли «кирпичиков» жизни имеет способность атомов углерода соединяться друг с другом, образуя цепи и кольца. Именно этой способностью и объясняется чрезвычайное разнообразие органических соединений.

Разнообразие органических соединений

Хотя органические молекулы составляют менее 1 % всех молекул клетки (99 % молекул приходится на долю воды), они определяют протекание основных биохимических процессов. В клетке встречаются как малые органические соединения (содержащие до 20 или чуть более атомов углерода), так и большие, сложные молекулы – **биополимеры**, состоящие из многих единиц – мономеров.

Биополимеры образуют 4 класса биомолекул: белки, нуклеиновые кислоты, углеводы и липиды. Ключевую роль в жизнедеятельности организмов играют белки и нуклеиновые кислоты. Углеводы и липиды представляют собой очень разнородные группы, объединяющие соединения с различной структурой и биологическими функциями. Деление на эти группы – скорее дань исторической традиции, чем результат биохимического анализа. С них мы начнем рассмотрение молекулярного уровня организации жизни.

Углеводы

Углеводы – это наиболее распространенная в природе группа органических веществ. Основная их функция – энергетическая. Все углеводы содержат гидроксильные группы (—ОН) вместе с альдегидной или кетогруппой. Выделяют три группы углеводов (табл. 2.1).

Наибольшее значение в природе среди моносахаридов имеют пентозы (*рибоза, дезоксирибоза, рибулоза*) и гексозы (*глюкоза, фруктоза, галактоза*). Производными моносахаридов являются «сахарные» кислоты (к ним относятся, например, *аскорбиновая кислота – витамин С*), многоатомные спирты, гликозиды (к ним

относятся некоторые антибиотики – *эритромицин, стрептомицин, пуромицин* и др.), аминосахара. Все их можно рассматривать как моносахара с дополнительной функциональной группой (— COOH, – NH_2 и др.).

Среди олигосахаридов наиболее значимы *мальтоза* (*глюкоза + глюкоза*), *сахароза* (*глюкоза + фруктоза*), *лактоза* (*глюкоза + галактоза*), *рафиноза* (*глюкоза + фруктоза + галактоза*). Чрезвычайно важна роль **гликопротеидов**, определяющих сигналы узнавания на клеточном уровне. Нарушения «сигнализации» приводят к многочисленным патологиям, в том числе и к злокачественным новообразованиям.

Таблица 2.1. **Классификация углеводов**

Моносахариды	Олигосахариды	Полисахариды
Моносахариды обычно имеют общую формулу $(CH_2O)n$, где n равен от 3 до 9. Их название происходит в зависимости от числа атомов углерода: триозы (3С) тетрозы (4С) пентозы (5С) гексозы (6С) гептозы (7С) и т. д. Кроме того, моносахариды в зависимости от наличия в их составе альдегидной или кетогруппы делят на альдозы и кетозы. Начиная с 5С-моносахаридов, встречаются линейные и циклические формы соединений	Олигосахариды образуются в результате соединения нескольких моносахаридов (в основном пентоз и гексоз). Наиболее распространены в природе дисахариды. Более крупные олигосахариды чаще являются компонентами гликопротеинов — белков, содержащих углеводные группы. С увеличением количества мономеров растворимость в воде углеводов снижается и исчезает сладкий вкус	Полисахариды — это биополимеры, мономерами которых являются моносахариды. Они включают от 100 до нескольких тысяч мономеров. Все полисахариды делятся на гомополисахариды, состоящие из идентичных мономеров, и гетерополисахариды, состоящие из разных мономеров

К важнейшим *гомополисахаридам* относятся *целлюлоза, гликоген, крахмал*. Мономерами их является глюкоза, а различия определяются особенностями структуры (линейной или разветвленной).

Гетерополисахариды обычно состоят из повторяющихся дисахаридов. Примерами их могут служить *хитин* и *муреин*, выполняющие структурную функцию в клетках грибов, бактерий, членистоногих, а также *мукополисахариды* – важнейший элемент соединительной ткани животных с разнообразными функциями.

Использование конкретных полисахаридов как структурных и энергетических компонентов клетки является одной из фундаментальных характеристик при делении представителей живой природы на отдельные царства.

Липиды

Липиды – это обширная группа неполярных, нерастворимых в воде органических соединений. Они отличаются большим разнообразием, но в общем виде представляют собой сложные эфиры какого-либо спирта и жирной кислоты.

Жирные кислоты – это карбоновые кислоты с длинной (12–20 атомов углерода) цепью. Они могут быть насыщенными (содержат только ***C – C-связи***) или ненасыщенными (содержат одну или несколько ***C = C-связей***).

Липиды делятся на простые и сложные (табл. 2.2).

Наиболее распространены в природе *жиры* (как универсальный источник энергии) и *фосфолипиды* (как неотъемлемый компонент клеточной мембраны). Важную защитную функцию выполняют воски. *Гликолипиды* являются компонентами миелиновой оболочки нервных волокон.

Особую группу веществ составляют производные липидов. Наибольшее значение среди них имеют полициклические соединения – **стероиды** (к ним относятся *холестерин, стероидные гормоны, желчные кислоты*) и пигменты *каротиноиды*. Производными липидов являются все жирорастворимые *витамины* (A, D, E, K).

Таблица 2.2. **Классификация липидов**

Простые липиды	Сложные липиды
Представлены только сложным эфиром. Выделяют 2 группы простых липидов: *Жиры* — эфиры 3-атомного спирта глицерина. *Воски* — эфиры 1-атомных спиртов	Представляют собой соединение сложного эфира с каким-либо веществом. Отдельными группами сложных липидов являются *фосфолипиды* и *гликолипиды*. Они присутствуют в мембранах клеток

Белки

Белки имеют первостепенное значение в жизни организмов. Огромное разнообразие живых существ в значительной степени определяется различиями в составе имеющихся в их организме белков. Например, в организме человека их известно более 5 млн.

Белки – это полимеры, мономерами которых являются **аминокислоты** (рис. 2.1).

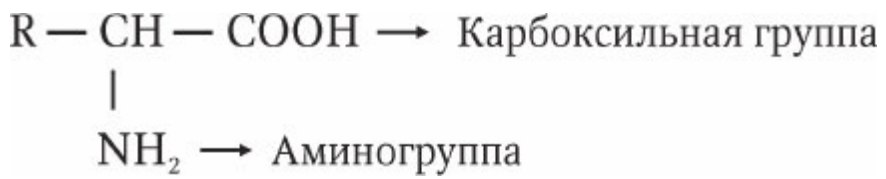


Рис. 2.1. Структура аминокислоты

В природных белках встречается 20 различных аминокислот, которые отличаются друг от друга только радикалами (R). Все они являются α-*аминокислотами*, так как карбоксильная группа и аминогруппа у них присоединена к одному атому α-*углерода*.

Кроме этих двадцати, в природных организмах известно около 300 других аминокислот (примерно 150 аминокислот имеется у человека), находящихся в разных клетках в свободном состоянии или в составе низкомолекулярных соединений. Некоторые из них играют исключительно важную роль.

Аминокислоты способны вступать в реакцию поликонденсации и формировать полипептидную цепочку. Образующаяся при этом **—CO – NH**-связь называется **пептидной связью**.

Условно к белкам относят полипептиды, состоящие из 50 или более аминокислотных остатков. При меньшем числе аминокислот вещества называются **пептидами**. Многие гормоны и антибиотики являются пептидами, состоящими из 2–20 аминокислотных остатков.

В молекуле белка может содержаться до нескольких тысяч аминокислот. Специфичность белков определяется набором используемых аминокислот, последовательностью их расположения в полипептидной цепочке и специфичностью укладки этой цепочки. Некоторые белки состоят из нескольких полипептидных цепей, соединенных вместе. Часто такие полипептидные цепи удерживаются небелковым компонентом. Наличие небелкового компонента характерно для группы **сложных белков** (*гликопротеины, нуклеопротеины, липопротеины, гемоглобины* и др.). **Простые белки** состоят только из полипептидов.

Белки в организме выполняют чрезвычайно многообразные функции. Большинство важнейших биохимических процессов осуществляется белками. Они играют ключевую роль в реализации процессов дыхания, движения, иммунитета, входят в состав большинства клеточных и тканевых структур.

Особо следует отметить каталитическую роль белков, поскольку почти все **ферменты** (биологические катализаторы) являются белками. Каждый фермент катализирует только одну реакцию или действует только на один тип связи. Обычно

ферменты представляют собой сложные белки с небелковой частью – **коферментом**. Многие витамины являются предшественниками коферментов, в чем и заключается их биологическое значение.

2.2. Нуклеиновые кислоты

Нуклеиновые кислоты обеспечивают хранение и воспроизведение наследственной информации. Этим определяется их фундаментальное значение для жизни на Земле.

Нуклеиновые кислоты – это полимеры, мономерами которых являются **нуклеотиды**. Нуклеотид включает в себя азотистое основание, углевод и остаток фосфорной кислоты (рис. 2.2).

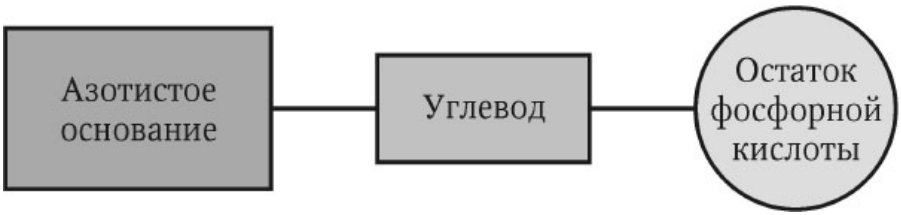


Рис. 2.2. Структура нуклеотида

В природе встречаются два вида нуклеиновых кислот: ДНК и РНК.

Дезоксирибонуклеиновая кислота

Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) является местом хранения генетической информации организмов, поэтому можно сказать, что это «самая главная молекула». Молекула ДНК состоит из двух полинуклеотидных цепей, спирально закрученных одна относительно другой.

В составе нуклеотидов ДНК встречаются 4 типа азотистых оснований: **А** – *аденин;* **Т** – *тимин;* **Г** – *гуанин;* **Ц** – *цитозин.*

Углевод – *дезоксирибоза.*

В полинуклеотидной цепочке соседние нуклеотиды связаны между собой ковалентными связями между *дезоксирибозой* одного и *остатком фосфорной кислоты* другого нуклеотида. Две полипептидные цепочки объединяются в единую молекулу ДНК при помощи водородных связей между азотистыми основаниями нуклеотидов разных цепей. Соединены азотистые основания по принципу комплементарности: *аденин с тимином, гуанин с цитозином*.

А – Т
Г – Ц

Принцип комплементарности – это один из фундаментальных законов природы, определяющий механизм передачи наследственной информации.

Хотя в молекуле ДНК всего 4 типа разных нуклеотидов, благодаря различной их последовательности и огромному числу (до нескольких десятков тысяч) в полинуклеотидной цепочке достигается невероятное разнообразие этих молекул.

Рибонуклеиновая кислота

Молекулы рибонуклеиновой кислоты (РНК), несмотря на их разнообразие, построены по общим структурным принципам. Они состоят из одной полинуклеотидной цепочки, значительно более короткой, чем цепочка ДНК. В нуклеотидах имеются 4 типа азотистых оснований, из которых специфичным для РНК является *урацил*: **А** – *аденин;* **У** – *урацил;* **Г** – *гуанин;* **Ц** – *цитозин.*

Углевод – *рибоза.*

В клетке имеется несколько типов РНК, из которых основными являются три.

Информационная (и-РНК), или матричная (м-РНК). Переносит информацию о структуре белка с ДНК на рибосомы – место непосредственного синтеза полипептидной цепочки. Каждый белок клетки кодируется своей и-РНК.

Рибосомальная (р-РНК). Входит в состав рибосом. Помимо структурной функции, принимает непосредственное участие в синтезе полипептидной цепочки. Этот тип составляет 85 % всей РНК клетки.

Транспортная (т-РНК). Переносит аминокислоты к месту синтеза белков на рибосомы. Каждой аминокислоте соответствует своя т-РНК, которая имеет специфическую петлевую структуру (форма «клеверного листа»). Центральная петля молекулы содержит **антикодон** – триплет нуклеотидов, определяющий специфичность данной т-РНК и ее соответствие определенной аминокислоте.

Свободные нуклеотиды

Не только нуклеиновые кислоты, но и свободные нуклеотиды и их производные играют важную роль в жизни клетки. Центральную роль в энергетическом обмене клетки играет *аденозинтрифосфорная кислота* (*АТФ*), имеющая три остатка фосфорной кислоты (рис. 2.3). Все виды активности организмов (движение, синтез, деление и др.) происходят за счет энергии, высвобождаемой при гидролизе АТФ. Эта энергия запасается в

высокоэнергетических (макроэргических) связях между остатками фосфорной кислоты.

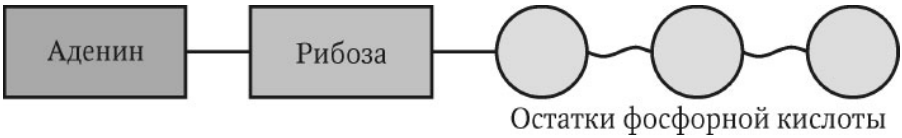


Рис. 2.3. Структура аденозинтрифосфорной кислоты

Гидролиз любой из двух макроэргических связей приводит к выделению энергии. АТФ чрезвычайно быстро обновляется. У человека каждая молекула АТФ расщепляется и вновь восстанавливается более 2400 раз в сутки.

Из нуклеотидов построены и некоторые другие важнейшие молекулы клетки: *циклический аденозинмонофосфат (цАМФ)* – одна из основных сигнальных молекул клетки, *кофермент А (СоА)*, играющий ключевую роль в обмене веществ, *никотинамидадениндинуклеотид (НАД)* и *флавинадениндинуклеотид (ФАД)* – универсальные переносчики электронов и др. Структуру НАД, ФАД и СоА можно представить в общем виде (рис. 2.4). Предшественниками радикала у этих соединений являются водорастворимые витамины (РР, B_2, B_3), что объясняет их незаменимость в организме.

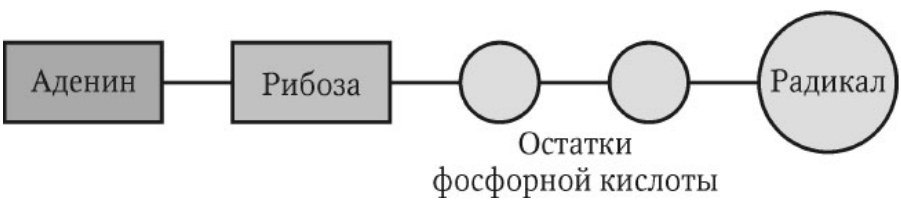


Рис. 2.4. Общая структура некоторых нуклеотидсодержащих молекул

2.3. Обмен веществ и энергии

Вся совокупность химических реакций, протекающих в живых организмах, называется обменом веществ, или **метаболизмом**. В результате этих реакций энергия, запасенная в химических связях, переходит в другие формы, т. е. обмен веществ всегда сопровождается обменом энергии. Первичным источником энергии для всего живого на Земле служит Солнце.

Многие организмы имеют уникальные метаболические пути, однако наиболее поразительно то общее, что присуще процессам метаболизма в живой природе. Несмотря на величайшее разнообразие живых организмов, отчетливо проявляется единство этих процессов. Выделяют две группы процессов метаболизма.

Анаболизм (ассимиляция) – совокупность процессов синтеза, идущих с потреблением энергии.

Катаболизм (диссимиляция) – совокупность процессов распада, сопровождающихся выделением энергии.

Анаболизм и катаболизм самым тесным образом взаимосвязаны: катаболические реакции дают «сырье» и энергию для анаболических процессов, в которых эта энергия запасается.

Все живые организмы можно разделить на группы, в зависимости от типа ассимиляции (рис. 2.5).

Автотрофы – организмы, способные самостоятельно синтезировать органические вещества из неорганических.

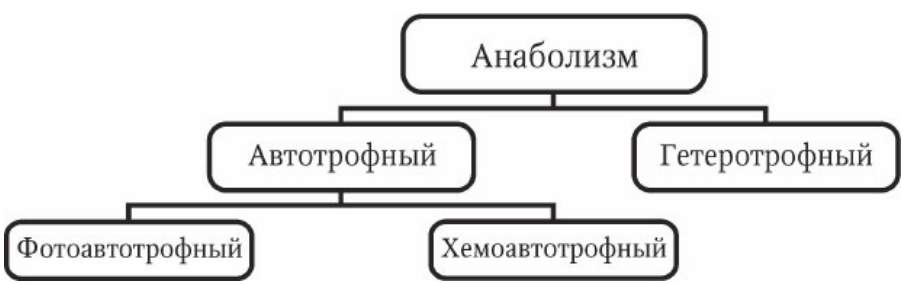


Рис. 2.5. Классификация типов анаболизма

Гетеротрофы – организмы, не способные синтезировать органические вещества из неорганических и нуждающиеся в поступлении готовых органических соединений.

Среди протистов можно выделить группу **автогетеротрофных** организмов, которые в зависимости от условий осуществляют либо автотрофный, либо гетеротрофный способ питания.

Фотоавтотрофы – организмы, использующие для синтеза

энергию Солнца.

Хемоавтотрофы – организмы, использующие для синтеза энергию химических реакций.

Совокупность реакций катаболизма, протекающих во всех живых клетках, представляет собой разнообразные процессы **биологического окисления**. Поскольку запасенная в процессе ассимиляции энергия недоступна для непосредственного использования клеткой, основной функцией процесса биологического окисления является обеспечение организма энергией в доступной форме (прежде всего в виде АТФ). В природе организмы используют два пути получения энергии: **аэробный распад (дыхание)**, проходящий в присутствии кислорода, и **анаэробный распад (брожение)**, проходящий без кислорода (рис. 2.6). Соответственно организмы, реализующие эти пути, называются аэробами и анаэробами.

Рис. 2.6. Классификация типов катаболизма

2.4. Фотосинтез и хемосинтез

Основной путь, по которому практически вся энергия попадает в биосферу – это процесс фотосинтеза. Каждый год на Земле в процессе фотосинтеза образуется более 150×10^9 тонн органических веществ. Вклад хемоавтотрофов (к ним относятся только некоторые представители бактерий) в синтез органических соединений на Земле ничтожен по отношению к фотоавтотрофам.

Понятие фотосинтеза

Фотосинтез – это процесс преобразования энергии света в энергию химических связей органических соединений. У растений этот процесс локализован в особых клеточных органоидах – хлоропластах, а у фотосинтезирующих бактерий происходит в самой клетке.

Ключевую роль в процессе фотосинтеза играют **фотосинтетические пигменты** – вещества, способные поглощать свет. Выделяют три группы фотосинтетических пигментов: *хлорофиллы* (зеленые пигменты), *каротиноиды* (желтые и оранжевые пигменты), *фикобилины* (голубые и красные пигменты). В каждой группе имеется несколько подгрупп пигментов, поглощающих свет в разных областях спектра. Такое многообразие пигментов (только хлорофиллов известно более 10) обусловлено эволюционным приспособлением для обеспечения наибольшей эффективности поглощения солнечного света в различных условиях.

Пигментный состав является важным диагностическим признаком для систематики, поскольку он отражает филогенетические отношения организмов.

Основным пигментом, участвующим в фотохимических реакциях, является *хлорофилл*. В хлоропластах растений пигменты (по 200–400 молекул) собраны в функциональные единицы – **фотосистемы**. В фотосистемах молекула *хлорофилла А* выполняет роль **реакционного центра**, а молекулы всех других пигментов называются **антенным комплексом**, так как, подобно антеннам, собирают свет для реакционного центра и передают ему энергию квантов. Существуют два вида фотосистем.

Фотосистема I – реакционный центр образован молекулой хлорофилла А – **P-700**.

Фотосистема II – реакционный центр образован молекулой хлорофилла А – **P-680**.

Обычно обе фотосистемы работают синхронно, но фотосистема I может работать самостоятельно.

Стадии фотосинтеза

В процессе фотосинтеза различают две стадии – световую и темновую.

Во время ***световой фазы*** фотосинтеза энергия Солнца используется для синтеза АТФ и высокоэнергетических переносчиков электронов. Световая энергия, поглощенная любой молекулой пигмента, переносится на другую молекулу фотосистемы, пока не достигнет своего реакционного центра, после чего по специальной системе переносчиков возникает направленный поток электронов.

Существуют два варианта работы фотосистем во время световой фазы.

Нециклическое фотофосфорилирование – это основной путь, при котором обе фотосистемы работают синхронно.

Под действием света электроны реакционного центра фотосистемы II возбуждаются, переходят на акцептор электронов и переносятся по *электронно-транспортной цепи* к фотосистеме I. Потерянные электроны хлорофилла Р-680 заменяются электронами молекул воды в результате одновременного процесса **фотолиза** – ферментативного расщепления воды. В фотосистеме I электроны под действием света возбуждаются, переносятся на свой акцептор и через белок *ферредоксин* – на *никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФ)*, который восстанавливается *(НАДФ-H_2)*. Электроны хлорофилла Р-700 заменяются электронами фотосистемы II. Таким способом осуществляется однонаправленный поток электронов от реакционного центра фотосистемы II к НАДФ (рис. 2.7).

Циклическое фотофосфорилирование – это вариант световой фазы, когда возбужденные электроны фотосистемы I с акцептора направляются не на НАДФ, а возвращаются на цепь переносчиков фотосистемы II. При таком способе происходит образование АТФ, но не происходит образования НАДФ-H_2 (на рис. 2.7 обозначен пунктиром). Предполагается, что это более древний и примитивный вариант фотосинтеза.

В роли переносчиков электронов по электронно-транспортной цепи выступают различные сложные белки, содержащие гем, железо, медь (*цитохромы, пластохинон, пластоцианин и др.*). Процесс синтеза АТФ контролируется у растений особым ферментом *АТФ-синтетазой*.

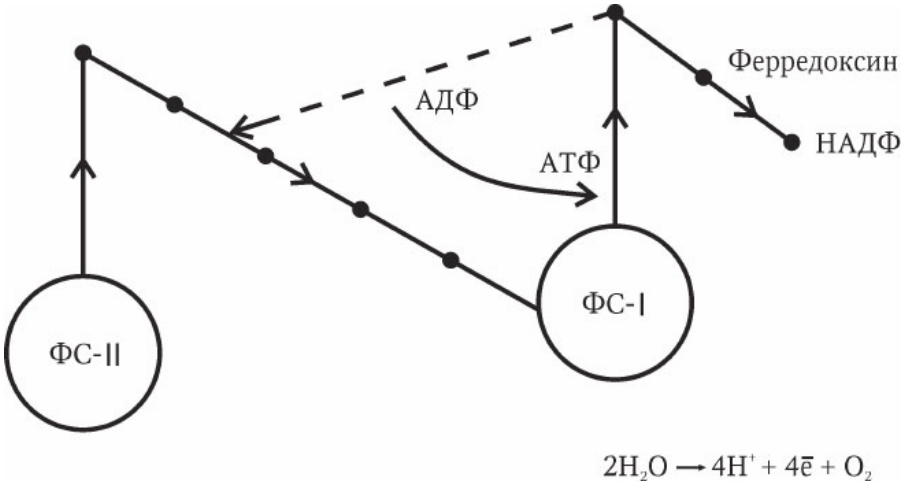


Рис. 2.7. Общая схема световой фазы фотосинтеза

В ***темновой фазе*** происходит превращение CO_2 в углеводы, благодаря синтезированным в первой стадии АТФ и НАДФ. Существует несколько вариантов фиксации углекислоты.

Основной вариант – это **цикл Кальвина**, или **С-3-путь**, названный так потому, что непосредственный продукт фиксации CO_2 представляет собой трехуглеродное соединение (*глицерол-3-фосфат*). Углекислота первоначально соединяется с 5-углеродным *рибулозобифосфатом (РБФ)*, давая промежуточное 6-углеродное соединение. Цикл Кальвина включает в себя 13 последовательных реакций. На заключительном этапе вновь образуется РБФ, и цикл замыкается.

Шесть оборотов цикла дают одну молекулу *глюкозы*, для чего требуется 18 молекул АТФ и 12 молекул НАДФ, что можно выразить суммарным уравнением:

$$6CO_2 \rightarrow C_6H_{12}O_6.$$

Существует другой вариант синтеза углеводов при темновой фазе.

Это **цикл Хэтча – Слэка**, или **С-4-путь**, обнаруженный более чем у 100 растений жарких и засушливых районов. Этот путь требует больших энергозатрат, но имеет свои экологические преимущества.

Бактериальный фотосинтез и хемосинтез

Различные группы фотосинтезирующих бактерий осуществляют особую разновидность фотосинтеза – **бактериальный фотосинтез**. Бактерии имеют свои

специфические фотосинтетические пигменты (в частности, различные *бактериохлорофиллы*), отличные от пигментов эукариот. Донорами H^+ у них служит не вода, а различные органические соединения (сероводород, спирты, жирные кислоты и др.), потому при бактериальном фотосинтезе не выделяется *кислород*. Рассмотрев все виды фотосинтеза, можно вывести общее уравнение этого процесса:

$$nCO_2 + H_2A \rightarrow (CH_2O)n + H_2O + A,$$

где H_2A – обобщенный донор H^+.

Хемосинтез – это синтез органических веществ за счет энергии химических реакций. Он представляет собой другую форму автотрофной ассимиляции, свойственной некоторым бактериям. При хемосинтезе источником энергии служит не солнечный свет, а окисление неорганических соединений.

> ***Нитрифицирующие бактерии*** окисляют образующийся при гниении органических остатков аммиак до нитрита, а затем до нитрата: $NH_3 \rightarrow HNO_2 \rightarrow HNO_3$.

Бесцветные серобактерии окисляют сероводород:

$$H_2S \rightarrow S \rightarrow - SO_4.$$

Железобактерии переводят железо закисное в железо окисное:

$$Fe^{2+} \rightarrow Fe^{3+}.$$

Водородные бактерии окисляют молекулярный водород:

$$H_2 \rightarrow H_2O.$$

Все эти процессы являются экзотермическими реакциями. Выделяемая энергия используется бактериями-хемосинтетиками для восстановления CO_2 и синтеза органических соединений.

Хотя вклад хемосинтетиков в аккумуляцию энергии и синтез органических веществ на Земле невелик по сравнению с фотосинтезом, они имеют огромное экологическое значение, участвуя в круговороте веществ в биосфере.

2.5. Биологическое окисление

Анализируя отдельные этапы клеточного метаболизма, всегда необходимо помнить, что он представляет собой единый, интегральный, взаимосвязанный механизм (Бохински Р., 1987). Процессы анаболизма и катаболизма происходят в клетке одновременно и неразрывны друг с другом.

Анаэробный распад

Основным веществом, используемым клеткой для получения энергии, служит глюкоза. Анаэробный распад глюкозы – **гликолиз**, происходящий в цитоплазме клетки, является подготовительным этапом дыхания и основным этапом брожения. Поэтому мы можем сказать, что гликолиз – это один из важнейших процессов природы, свойственный всем организмам. Биохимия гликолиза хорошо изучена. Он включает 9 последовательных ферментативных реакций, конечным продуктом которых является *пировиноградная кислота (ПВК)*:

$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2C_3H_4O_3.$$

Энергетическая эффективность гликолиза невысока и составляет 2 молекулы АТФ на одну молекулу глюкозы. Однако образованная ПВК – ключевое соединение в метаболизме клетки. Ее дальнейшее использование зависит от особенностей организма. У аэробных организмов ПВК включается в многоступенчатый процесс аэробного распада. В анаэробных условиях ПВК подвергается превращениям в различных видах **брожения.**

Дрожжи и некоторые *плесневые грибы* осуществляют процесс спиртового брожения:

$$C_3H_4O_3 \rightarrow C_2H_5OH.$$

Молочнокислые бактерии осуществляют процесс молочнокислого брожения:

$$C_3H_4O_3 \rightarrow C_3H_6O_3.$$

В мышцах в анаэробных условиях из ПВК также образуется молочная кислота. Встречаются и другие виды брожения.

Гликолиз – это более примитивный процесс по сравнению с аэробным. Его конечные продукты несут в себе большое

количество энергии. Возникновение в процессе эволюции катаболических аэробных стадий обеспечило организмы значительно более эффективным методом извлечения энергии из питательных веществ.

Аэробный распад

У эукариотических организмов аэробный этап локализован в особых органоидах – митохондриях, а у прокариот происходит в самой клетке. ПВК, проходя через обе мембраны митохондрий, окисляется в них полностью до углекислоты и воды. Окисление происходит в три стадии.

1-я стадия – окислительное декарбоксилирование ПВК.

ПВК взаимодействует с *CoA* с образованием комплекса *ацетил-CoA*, имеющего макроэргическую связь. Одновременно, атомы водорода запасаются на НАД:

$$\text{ПВК} + \text{CoA} \rightarrow \text{ацетил-CoA} + CO_2 + H^+.$$

2-я стадия – цикл Кребса, или цикл лимонной кислоты. *Ацетил-CoA* взаимодействует со *щавелево-уксусной кислотой (ЩУК)* с образованием *лимонной кислоты*. Далее происходят 8 последовательных ферментативных реакций, в результате чего ЩУК регенерирует в прежнем виде. Во время циклического процесса образуется CO_2. Атомы водорода переносятся на НАД и ФАД (рис. 2.8).

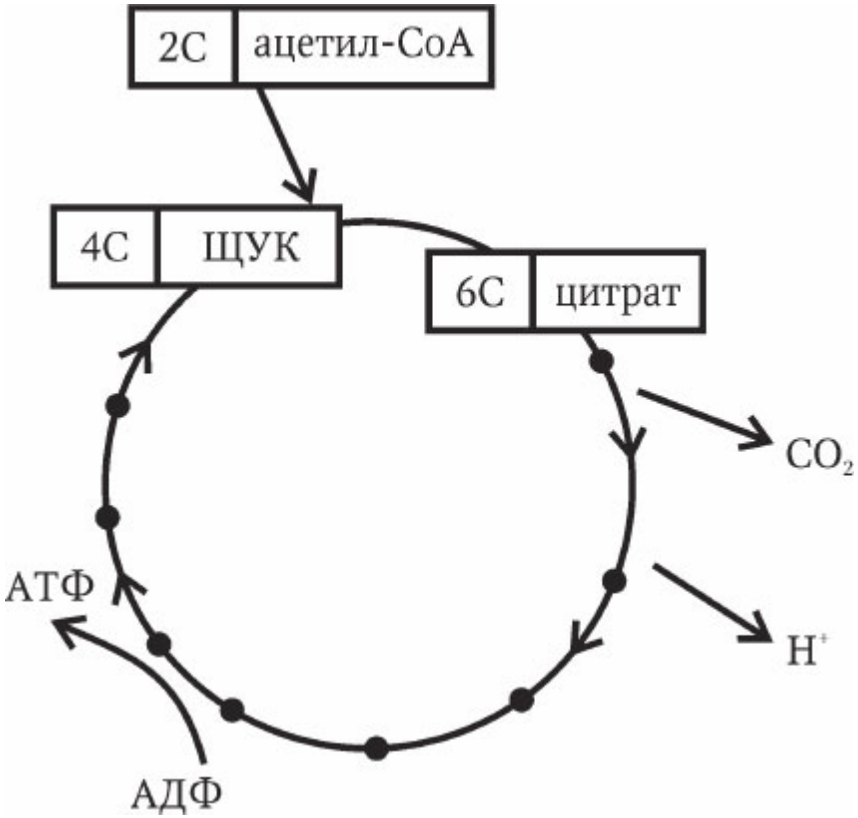


Рис. 2.8. Цикл Кребса

У различных организмов известны и альтернативные биохимические пути – **пентозофосфатный цикл, глиоксолатный цикл**.

3-я стадия – окислительное фосфорилирование. Электроны, принесенные НАД-H_2 и ФАД-H_2, передаются по цепи переносчиков, встроенных во внутреннюю мембрану митохондрий, и на заключительном этапе акцептируются кислородом. Таким образом, роль кислорода при дыхании определяется тем, что он является акцептором электронов. Заряжаясь, кислород принимает H^+ из внутренней среды, в результате чего образуется вода. В цепи переносчиков электронов основную роль играют сложные белки, содержащие гем, – *цитохромы*. В природе известно около 30 различных цитохромов. При переносе электронов происходит сопряженный синтез АТФ, с участием основного фермента – *АТФ-синтетазы*.

Окисление одной молекулы глюкозы дает 38 молекул АТФ (2 – во время гликолиза, 2 – в цикле Кребса, 34 – при окислительном фосфорилировании). Значительно больше энергии выделяется при окислении *жиров* – более 160 молекул АТФ. Поэтому *жиры* и

входящие в их состав *карбоновые кислоты* – важнейший источник энергии для организмов. Белки как дыхательный субстрат используются клеткой крайне редко, только тогда, когда исчерпаны все запасы углеводов и жиров.

В основном энергия, запасенная в АТФ, используется для нужд клетки. Однако у некоторых организмов химическая энергия может превращаться в световую в процессе биолюминесценции.

Ключевая роль цикла Кребса в метаболизме клетки

Рассмотрев фундаментальные принципы обмена веществ в природе, мы не будем останавливаться на особенностях метаболизма липидов, аминокислот, нуклеотидов и многих других соединений, которые изучает биохимия – одна из важнейших биологических дисциплин. В заключение отметим интегральную роль цикла Кребса в метаболизме клетки.

Цикл Кребса выступает в роли центрального метаболического пути углерода практически всех организмов на Земле. Он является ключевым звеном как катаболических, так и анаболических процессов.

Продукты распада жиров, белков и других веществ поступают из цитоплазмы, превращаются в *ацетил-СоА* и также вовлекаются в цикл Кребса, как и в рассмотренном выше процессе распада углеводов.

Промежуточные продукты цикла Кребса могут выходить из цикла на разных стадиях и использоваться в качестве предшественников в биосинтезе самых различных соединений, т. е. включаться в анаболический процесс. Однако их выход должен сочетаться с продолжением катаболической активности, необходимой для анаболизма.

Таким образом, цикл Кребса – это важнейший процесс в жизнедеятельности клетки. Свое название он получил в честь английского биохимика Г. Кребса (1900–1981) – лауреата Нобелевской премии 1953 года.

Глава 3. Генетическая информация

Носителями наследственной информации в природе являются нуклеиновые кислоты. Именно они выполняют три необходимые для жизни функции: хранение, воспроизведение и реализацию этой информации. В ходе эволюции ключевая роль по хранению и воспроизведению генетической информации перешла к молекуле ДНК. РНК участвует в процессах реализации информации.

3.1. Воспроизведение и реализация генетической информации

Генетическая информация в клетке воспроизводится в процессе репликации ДНК. Реализация генетической информации происходит через процессы транскрипции и трансляции. Все эти три процесса получили в биологии название **матричных**, поскольку в них одна молекула служит «матрицей» (образцом) для синтеза другой.

Репликация ДНК

Репликацией называется процесс удвоения молекул ДНК. Уникальная способность ДНК к самоудвоению определяет ее ключевую роль в живом организме. Репликация лежит в основе воспроизведения себе подобных живыми организмами, что является главным признаком жизни.

Начинается репликация с локального участка молекулы ДНК, где двойная спираль ДНК раскручивается, разрываются водородные связи между нуклеотидами соседних цепей и цепи расходятся. Такая структура получила название **«репликативная вилка»**. К образовавшимся свободным связям каждой цепи присоединяются (под действием фермента *ДНК-полимеразы*) по принципу комплементарности (А – Т, Г – Ц) свободные нуклеотиды, находящиеся в клетке. Этот процесс идет вдоль всей молекулы ДНК. Поскольку у каждой дочерней молекулы ДНК одна нить происходит от материнской молекулы, а другая является вновь синтезированной, данная модель репликации получила название ***полуконсервативной*** (рис. 3.1).

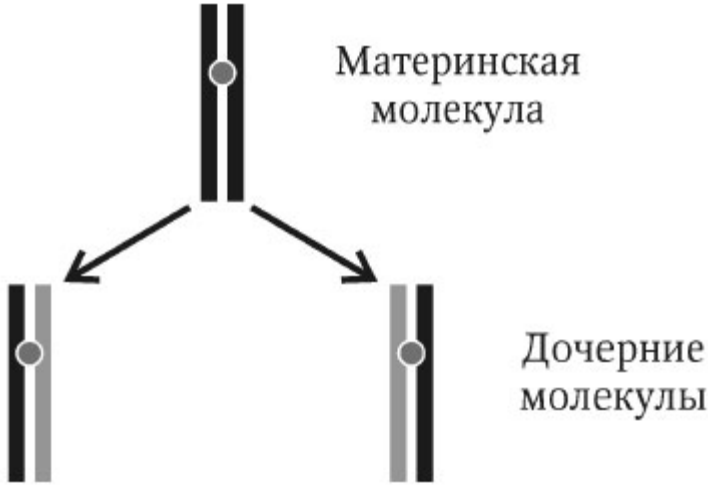


Рис. 3.1. Полуконсервативный принцип репликации ДНК

Две новые молекулы ДНК представляют собой точные копии исходной молекулы. Полуконсервативный механизм репликации ДНК столь же универсален в природе для воспроизведения генетического материала, как и сама ее структура.

Транскрипция

Транскрипцией называется процесс переноса генетической информации с ДНК на РНК. Матрицей для синтеза РНК служит только одна из двух нитей ДНК (так называемая *смысловая цепь*). Транскрипция происходит не на всей молекуле ДНК, а на участке одного гена. **Ген** – это участок ДНК, несущий информацию об одной полипептидной или полинуклеотидной цепи. Помимо генов, несущих информацию о структуре белков, имеются гены с информацией для синтеза р-РНК и т-РНК.

Процесс транскрипции происходит в определенной последовательности. После присоединения к **промотору** (участку начала синтеза на ДНК) особого фермента – *ДНК-зависимой-РНК-полимеразы* – двойная цепочка ДНК раскручивается, что сопровождается разрывом комплементарных связей нуклеотидов. Затем происходит последовательное присоединение свободных нуклеотидов к смысловой цепи ДНК по принципу комплементарности (А – У, Г – Ц) и соединение их при помощи *РНК-полимеразы* в полирибонуклеотидную цепочку до места завершения синтеза (рис. 3.2).

Таким образом, в результате процесса транскрипции синтезируются все молекулы РНК (и-РНК, т-РНК или р-РНК). Эти молекулы направляются в цитоплазму для участия в другом

важнейшем процессе – трансляции, который протекает на рибосомах. Клеточное ядро эукариот разделяет процессы транскрипции и трансляции, что предоставляет широкие возможности для их регуляции.

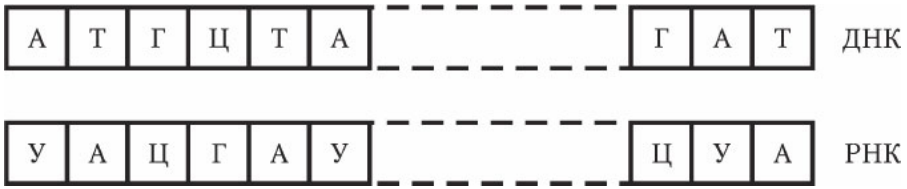


*Рис. 3.*2. Комплементарность смысловой цепи ДНК и нити РНК в процессе транскрипции

Генетический код

Поскольку информация о структуре белков в ДНК и и-РНК записана последовательностью нуклеотидов, для перезаписи в последовательность аминокислот должна существовать система кодировки, которая получила название «генетический код».

Генетический код – это соответствие определенной последовательности нуклеотидов определенной аминокислоте. К 1965 году генетический код был полностью расшифрован, что явилось одним из крупнейших успехов биологии XX века. Каждая аминокислота в структуре белка зашифрована последовательностью из трех нуклеотидов – **триплетом**, или **кодоном**, причем большинство аминокислот шифруются более чем одним кодоном (от 2 до 6).

Поскольку генетический код характерен для всех живых организмов, можно говорить о его универсальности. Это свидетельствует о единстве происхождения всех живых организмов. Как исключение, в митохондриях некоторые кодоны имеют другой смысл, что указывает на эволюцию кода.

В универсальном генетическом коде 61 кодон кодируют 20 аминокислот, а три кодона, так называемые **терминирующие кодоны** (УАА, УАГ, УГА), не соответствуют никакой аминокислоте и определяют момент окончания синтеза полипептида. Они играют роль знаков препинания между генами.

Трансляция

Трансляцией называется процесс синтеза полипептидной цепочки на нити и-РНК. В результате процесса транскрипции, описанного выше, закодированная в ДНК информация о

структуре белка переписывается на и-РНК. В и-РНК эта информация также закодирована последовательностью нуклеотидов. Информационная РНК отделяется от ДНК и поступает в цитоплазму на рибосомы. На рибосомах начинается процесс трансляции, в котором выделяют ряд последовательных этапов.

Вначале происходит объединение аминокислот и т-РНК. Специфичность т-РНК и ее «совместимость» с аминокислотой определяются структурой антикодона. Образовывать пептидные связи и формировать полипептидные цепочки способны только активированные аминокислоты. Свободные аминокислоты активируются при помощи особых ферментов в присутствии АТФ, а затем присоединяются к своей т-РНК с образованием комплекса *аминоацил-т-РНК (аа-т-РНК)*.

К первому кодону (в копии каждого гена это всегда АУГ) присоединяется «стартовая» т-РНК комплекса *аа-т-РНК*, имеющая антикодон, комплементарный первому кодону и-РНК. Затем к и-РНК присоединяется второй комплекс *аа-т-РНК* с антикодоном, комплементарным следующему кодону и-РНК. В рибосоме оказываются две аминокислоты, между которыми возникает пептидная связь. Первая т-РНК освобождается от аминокислоты и покидает рибосому. Рибосома перемещается вдоль нити и-РНК на один триплет. Таким же образом присоединяются 2-я, 3-я, 4-я и т. д. аминокислоты, принесенные своими т-РНК. Синтез полипептидной цепочки завершается, когда рибосома дойдет до одного из терминирующих кодонов.

Соответствие структуры гена (в нуклеотидах) и структуры кодируемого им белка (в аминокислотах) получило название «**коллинеарность**» (рис. 3.3).

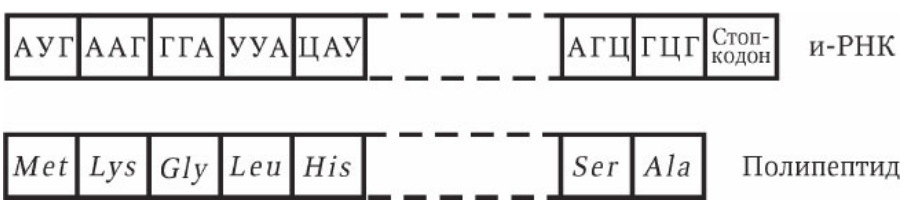


Рис. 3.3. Коллинеарность и-РНК и полипептида, синтезированного в процессе трансляции. *Met* – метионин; *Lys* – лизин; *Gly* – глицин; *Leu* – лейцин; *His* – гистидин; *Ser* – серин; *Ala* – аланин

После завершения процесса трансляции и-РНК под действием ферментов обычно распадается на нуклеотиды. Синтезированные белки поступают в каналы эндоплазматической сети, по которым транспортируются к определенным участкам клетки.

Рибосома является не инертной «площадкой» для трансляции, а важнейшим участником всех этапов процесса. Точность взаимодействия т-РНК, и-РНК, рибосом и ферментативного комплекса просто поразительна. На одной молекуле и-РНК может располагаться несколько рибосом (такое образование называется **полисома**), что позволяет осуществлять синтез нескольких полипептидных цепей одновременно.

Процесс биосинтеза белка проходит значительно сложнее, чем приведенная схема, с участием большего количества специфических биохимических взаимодействий и представляет собой фундаментальный процесс природы. Несмотря на чрезвычайную сложность (особенно в клетках эукариот), синтез одной молекулы белка длится всего 3–4 секунды.

Поток информации в природе

Порядок переписывания генетической информации в клетке

ДНК → РНК → белок

определяет поток информации в живой природе. Этот поток информации реализуется в подавляющем большинстве живых систем. Он получил определение ***центральная догма молекулярной биологии*** (по выражению одного из основателей молекулярной биологии Ф. Крика). Исключения из этой направленности рассматриваются в курсе генетики (Курчанов Н. А., 2006).

Единство генетического кода и общность потока генетической информации в живой природе показывают, что эти явления произошли на самом раннем этапе эволюции жизни.

3.2. Информационная система клетки

Охарактеризовав механизмы воспроизведения и реализации генетической информации, рассмотрим общие принципы структурно-функциональной организации генетического аппарата клетки.

Клеточное ядро

Как было сказано выше, генетическая информация живых организмов закодирована специфической последовательностью нуклеотидов в молекуле ДНК. У прокариот ДНК представлена кольцевой молекулой и находится в цитоплазме клетки. У эукариот ДНК располагается в особой клеточной структуре – **ядре**. Ядро является важнейшей частью клетки эукариот, «хранилищем» генетической информации.

Ядра эукариотических клеток демонстрируют удивительное единство общего плана строения. Клеточное ядро включает поверхностный аппарат, кариоплазму, хроматин и ядрышки. **Поверхностный аппарат ядра** представляет собой часть общей мембранной системы клетки и состоит из двух мембран – наружной и внутренней, между которыми находится перинуклеарное пространство, связанное с каналами эндоплазматической сети. Ядерные мембраны имеют множество пор, через которые происходит обмен веществ между цитоплазмой и кариоплазмой. **Кариоплазма** представляет собой внутреннее содержимое ядра, имеет структуры, аналогичные структурам цитоскелета клетки.

Центральное место среди всех субсистем ядра занимает **хроматин**. Хроматин в клетке представлен совокупностью **хромосом** – сложных структур, состоящих из ДНК и различных белков. Термин «хроматин» можно считать синонимом понятия «хромосома». Он соответствует состоянию деспирализованных хромосом, когда их невозможно идентифицировать под микроскопом.

Каждая клетка любого организма содержит определенное число хромосом. Совокупность хромосом клетки называется **кариотипом** (рис. 3.4). В кариотипе выделяются пары одинаковых (по структуре, форме и генному составу) хромосом – так называемые **гомологичные** хромосомы. Одна из них является хромосомой материнского организма, а другая – отцовского. Кариотип, в котором каждая хромосома набора представлена парой гомологов, называется **диплоидным** и обозначается – **2n**.

Рис. 3.4. Кариотип человека

Генетическое определение пола связано с наследованием особых **половых хромосом**. Половые хромосомы представляют собой пару гомологичных хромосом. Хотя они могут значительно различаться по генному составу и структуре, у них обычно имеется гомологичный участок.

Пол, имеющий одинаковые половые хромосомы, обозначается как *гомогаметный,* а пол, имеющий разные половые хромосомы, – как *гетерогаметный*. Неполовые хромосомы называются **аутосомами**. Независимо от того, какой пол является гетерогаметным (мужской или женский), распределение половых хромосом при образовании половых клеток обеспечивает разделение потомства по полу в соотношении 1: 1. Необходимо помнить о том, что формирование половых признаков, полового поведения – это сложный, многоступенчатый процесс, происходящий во время онтогенеза. Половой кариотип является только первой ступенью этого процесса.

Количество хромосом в кариотипе не зависит от уровня организации живых организмов – некоторые протисты имеют более тысячи хромосом. У человека – 46 хромосом, у собаки – 78, у коровы – 60, у дрозофилы – 8, у шимпанзе – 48, у картофеля – 48 и т. д. Кариотип человека включает 44 аутосомы и 2 половые хромосомы, гетерогаметным полом является мужской, имеющий половые хромосомы *X* и *Y* (рис. 3.5).

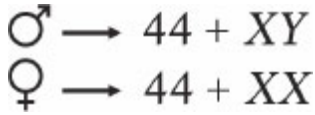


Рис. 3.5. Формула кариотипа человека

Структурно-функциональная организация хромосом

Морфология хромосом эукариот характеризуется единством структурной организации. Каждая хромосома кариотипа представляет собой сложную структуру, в которой нить ДНК взаимодействует с различными белками. Благодаря такому строению, осуществляется динамика спирализации – деспирализации хромосом во время клеточного цикла. Компактизация хроматина, необходимая для осуществления клеточного деления, позволяет уменьшать длину хромосом в тысячи раз. Следует отметить, что построение модели организации хромосомы еще далеко от завершения.

Хромосома имеет фибриллярное тельце – **кинетохор**, к которому присоединяются нити веретена деления во время митоза. Область расположения кинетохора получила название **центромеры,** или первичной перетяжки. Если центромера расположена не на конце хромосомы, то она делит ее на два **плеча**. В зависимости от расположения центромеры различают три морфологических типа хрососом: *метацентрические* (равноплечие), *субметацентрические* (неравноплечие) и *акроцентрические* (одноплечие).

Некоторые хромосомы кариотипа имеют вторичную перетяжку или область **ядрышкового организатора**. Это место формирования **ядрышка**. В ядрышке происходит синтез р-РНК и образование субъединиц рибосом. У разных организмов имеется от 1 до 10 ядрышек, а у некоторых их нет совсем.

Роль хромосом как структурных носителей генетической информации эукариот была окончательно определена в результате работ школы выдающегося американского генетика Т. Моргана. К 1920-м годам его школой была сформулирована ***хромосомная теория наследственности***, суть которой в следующем:

1. Гены располагаются в хромосомах.

2. Каждая хромосома представляет группу сцепления генов.

3. Каждый ген занимает в хромосоме определенное место – **локус**.

Поскольку число генов в организме несоизмеримо больше

числа хромосом, то понятно, что каждая хромосома несет много генов. Гены, расположенные на одной хромосоме являются **сцепленными**.

У эукариот каждая пара гомологичных хромосом имеет гомологичные локусы. Гены, расположенные в таких гомологичных локусах называются аллелями. **Аллель** – это вариант гена. Ген может иметь много аллелей в популяции данного вида (так называемый **множественный аллелизм**), но у конкретного организма всегда только два аллеля (по числу гомологичных локусов). Организм, у которого оба аллеля одинаковые, называется **гомозиготой** (по данному гену). Организм, у которого аллели разные, называется **гетерозиготой**.

Полуавтономные структуры

Помимо ядра, небольшая доля генетической информации клетки находится в таких органоидах, как митохондрии и хлоропласты, имеющих собственные генетические системы. Как митохондрии, так и хлоропласты имеют свои ДНК, все виды РНК (и-РНК, т-РНК, р-РНК) и рибосомы, позволяющие осуществлять независимый синтез белка. ДНК этих органоидов не связана с белками, а представлена кольцевой структурой, аналогичной хромонеме прокариот.

В хромонеме прокариот и полуавтономных структур гены также занимают определенные локусы. Хромонема образует одну группу сцепления.

Несмотря на наличие собственных генетических систем, большая часть белков и митохондрий, и хлоропластов синтезируются в ядре клетки. Поэтому они получили название **полуавтономных структур**.

Клеточный цикл

На уникальном свойстве самоудвоения ДНК базируется способность живых организмов к размножению. В основе процессов размножения и индивидуального развития организмов лежит клеточное деление.

Время существования клетки от деления до деления называется **клеточным**, или **митотическим, циклом**. Его величина может сильно различаться для разных организмов и для стадий развития. Все многообразные процессы клеточного цикла (как и другие процессы клетки) проходят под генетическим контролем. Специальные гены контролируют стадии репликации ДНК, процессы спирализации и деспирализации хромосом,

деление цитоплазмы и другие процессы. Нарушения в работе этих генов могут блокировать процессы клеточного цикла на различных этапах.

Типичный митотический цикл эукариотической клетки состоит из четырех периодов (рис. 3.6).

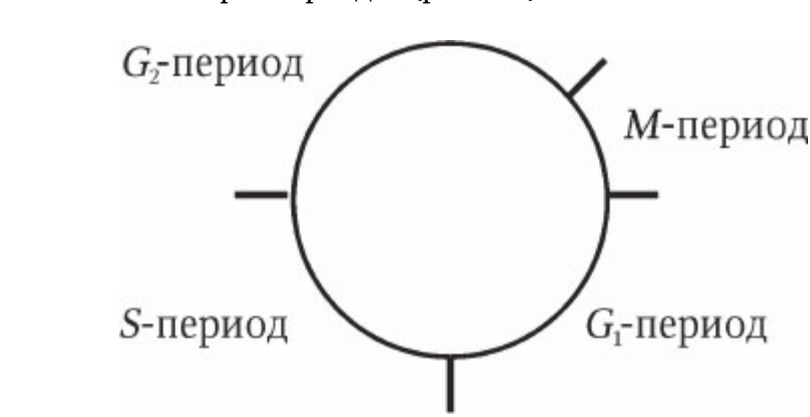


Рис. 3.6. Клеточный (митотический) цикл

Пресинтетический период (G_1) – наиболее длительный период клеточного цикла. Он характеризуется ростом клетки, накоплением РНК и белков, необходимых для образования клеточных структур.

Синтетический период (S) – период синтеза ДНК. В связи с этим к концу периода каждая хромосома состоит из двух хроматид, образованных в процессе репликации.

Постсинтетический период (G_2) – период формирования структур, необходимых для процесса деления клетки.

Период митоза (M) – период деления генетического материала и образования двух новых клеток. Этот период обычно занимает менее 10 % времени клеточного цикла.

Периоды **G_1, S** и **G_2** иногда объединяют под названием **интерфаза**.

Митоз

Митоз – основной способ деления эукариотической клетки. У различных организмов он имеет большое число вариаций, но все они укладываются в общую схему. В митозе выделяют четыре следующие друг за другом фазы.

Профаза. Идет процесс спирализации хромосом. Исчезают ядрышки, разрушается ядерная мембрана. Образуется веретено деления. К концу профазы центриоли расходятся к полюсам клетки.

Метафаза. Хромосомы выстраиваются в экваториальной плоскости. Центромеры прикреплены к нитям веретена деления, но некоторые нити веретена проходят от полюса до полюса не прикрепляясь к хромосомам.

Анафаза. Хроматиды синхронно начинают расходиться к полюсам клетки. С этого момента они называются дочерними хромосомами. В конце анафазы на полюсах клетки группируются два идентичных хромосомных набора.

Телофаза. Завершается обособление двух кариотипов. Вокруг них образуются ядерные мембраны. Происходит деспирализация хромосом, формируются ядрышки. Распадается митотическое веретено. Завершает телофазу процесс разделения цитоплазмы – цитокинез, в котором главную роль играют структуры цитоскелета.

Основное биологическое значение митоза заключается в точном распределении генетического материала между дочерними клетками.

Мейоз

Мейоз – это процесс образования **гаплоидных** клеток, т. е. клеток, имеющих половинный набор хромосом. Примером гаплоидных клеток являются гаметы (половые клетки) и споры.

Гамета – это клетка, способная объединяться с себе подобной клеткой с образованием **зиготы** – диплоидной клетки, дающей новый организм.

Спора – это клетка, способная самостоятельно развиваться в новый организм.

Мейоз можно рассматривать как второй тип деления клеток. В результате этого процесса из одной диплоидной клетки образуются четыре гаплоидных (гаметы или споры).

Во время мейоза аллели, определяющие альтернативные признаки, расходятся в разные дочерние клетки, поэтому у организмов, размножающихся половым путем, каждая гамета имеет только один аллель (так называемое правило чистоты гамет). При оплодотворении происходит объединение родительских гаплоидных кариотипов, поэтому каждый ген в новом организме представлен двумя аллелями – в отцовской и материнской хромосоме.

Мейоз протекает очень сходно у большинства организмов. Он состоит из двух последовательных делений: **редукционное деление** (мейоз-1) и **эквационное деление** (мейоз-2). В каждом из них различают четыре фазы: *профазу, метафазу, анафазу и телофазу*. Таким образом, весь процесс мейоза условно можно

разбить на 8 этапов, плавно переходящих один в другой. Если другие пути на специализацию начинаются после *М-периода* клеточного цикла, то мейоз начинается после *S-периода*, т. е. после репликации хромосом.

Профаза-1. Наиболее сложная и важная стадия. Помимо процессов, аналогичных таковым в профазе митоза (спирализация хромосом, разрушение ядерной мембраны, исчезновение ядрышка, образование веретена деления), ключевое значение имеет конъюгация (соединение) гомологичных хромосом друг с другом – **синапсис**. Соединенные пары гомологов называются **бивалентами** (рис. 3.7). В конце профазы-1 центриоли расходятся к полюсам клетки.

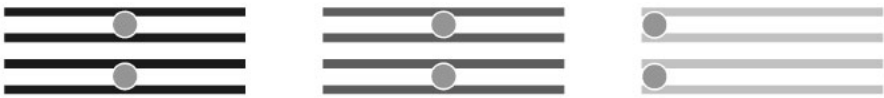


Рис. 3.7. Синапсис гомологичных хромосом с образованием бивалентов в профазе мейоза

Метафаза-1. Завершается формирование веретена деления. Биваленты располагаются в экваториальной плоскости клетки.

Анафаза-1. Гомологичные хромосомы расходятся к полюсам клетки. Каждая хромосома состоит из двух хроматид, соединенных общей центромерой.

Телофаза-1. Обычно очень короткая. У полюсов клетки группируются гаплоидные наборы хромосом, в которых представлен только один из пары гомологов. Восстанавливаются структура ядра и ядерная мембрана. Происходит частичная деспирализация хромосом. В конце телофазы-1 наступает цитокинез и образуются две клетки с гаплоидным набором хромосом.

После телофазы-1 вновь образованные клетки сразу вступают в мейоз-2, который проходит по типу обычного митоза.

Профаза-2. Частично деспирализованные хромосомы хорошо различимы. Начинают расходиться центриоли. Разрушается ядерная мембрана, формируется веретено деления.

Метафаза-2. Хромосомы выстраиваются в экваториальной плоскости. Центромеры прикрепляются к микротрубочкам образованного веретена деления.

Анафаза-2. Происходит разделение центромер, и каждая хроматида становится самостоятельной хромосомой. Дочерние хромосомы направляются к полюсам клетки.

Телофаза-2. Формируются новые ядра с гаплоидным набором хромосом. Хромосомы деконденсируются. Наступает

цитокинез.

Основное биологическое значение мейоза заключается в обеспечении постоянства числа хромосом на протяжении поколений при половом размножении.

Раскрытие биологического механизма мейоза позволило объяснить открытые Г. Менделем закономерности, с которых ведет свое летоисчисление ***генетика*** – наука о закономерностях наследственности и изменчивости. В научной литературе результаты работ Г. Менделя получили название «законы», хотя он сам не выдвигал четких формулировок. Суть его работ заключалась в том, что родительские черты не смешиваются в потомстве, а передаются как независимые признаки.

3.3. Свойства генетической информации

Одним из основателей современной генетики, выдающимся датским ученым В. Иоганнсеном были предложены базовые генетические термины: *ген, аллель, генотип, фенотип*. Введение термина «аллель» позволяет определить **генотип** как совокупность аллелей организма, а видовая совокупность генов получила название **геном**. Совокупность внешних признаков организма названа **фенотипом**.

Проявление генетической информации

Как же взаимосвязаны между собой генотип и фенотип? Или, другими словами: как проявляется генетическая информация? Согласно современным представлениям, генотип – это ***система взаимодействующих генов***, а фенотип – это результат ***взаимодействия генов в конкретных условиях внешней среды.***

Важным следствием законов Г. Менделя было открытие принципа доминирования, т. е. проявления при скрещивании организмов только одного из пары альтернативных признаков. Таким образом, опыты Г. Менделя стали примером взаимодействия аллельных генов. В настоящее время *доминантные аллели* («подавляющие») обычно обозначаются заглавными буквами латинского или греческого алфавита, а *рецессивные аллели* («подавляемые») – строчными (рис. 3.8).

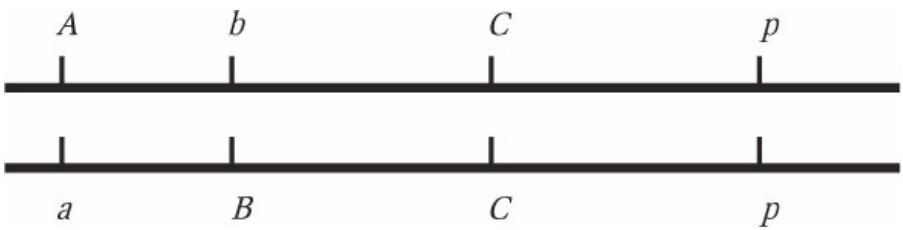


Рис. 3.8. Аллели сцепленных генов двух гомологичных хромосом

В дальнейшем, помимо доминирования, были обнаружены и другие варианты взаимодействия гомологичных аллелей. Часто взаимодействуют и аллели разных генов, подавляя или изменяя проявление признаков. При этом возможно появление самых различных сочетаний при расщеплении.

Результат взаимодействия генов зависит от многих факторов. В природе практически не встречается однозначное отношение

между генотипом и фенотипом. Справедливость этого положения подтверждает существование явления множественного действия генов – **плейотропия**, т. е. влияние одного гена сразу на несколько признаков.

Особо следует отметить влияние внешней среды на проявление признаков. Признак может проявляться (или не проявляться) у особей одного генотипа, а степень проявления признака может варьироваться в различных условиях среды. Пределы варьирования признака определяет такой важнейший в генетике показатель, как норма реакции.

Норма реакции – это диапазон проявлений генотипа. Пределы, в которых может изменяться фенотип при неизменном генотипе, различны для разных признаков. Некоторые признаки имеют однозначную норму реакции или варьируют незначительно. Однако большинство признаков имеют широкую норму реакции. В их число входят поведенческие признаки, что имеет особое значение для психологии.

В генетике используется множество других показателей, характеризующих проявление генов в фенотипе (Курчанов Н. А., 2006).

Изменчивость

Всем живым организмам свойственна изменчивость, под которой понимают свойство приобретать новые признаки. В природе встречаются различные виды изменчивости.

Модификационная изменчивость – это изменения фенотипа под действием факторов внешней среды в пределах нормы реакции генотипа. **Модификации** – изменения признаков при модификационной изменчивости – не передаются следующим поколениям. Они обеспечивают приспособляемость организма к факторам внешней среды в течение его жизни.

Мутационная изменчивость – это возникновение новых вариантов генетического материала. Мутационная теория составляет один из основных разделов генетики. Ее базовые положения были разработаны еще голландским ученым Х. де Фризом в начале XX века.

Мутации – это наследственные изменения генетического материала. По характеру изменений генома мутации делятся на *генные* (изменение нуклеотидного состава ДНК отдельных генов), *хромосомные* (изменение структуры хромосом), *геномные* (изменение числа хромосом), *цитоплазматические* (изменение неядерных генов). Эти основные группы мутаций имеют множество подгрупп, которые подробно рассматриваются в курсе

генетики (Курчанов Н. А., 2006).

Несмотря на неблагоприятный эффект большинства мутаций, способность к мутированию чрезвычайно важна, так как дает возможность организмам изменяться и приспосабливаться к условиям внешней среды. Мутации – основа эволюционных изменений.

В заключение необходимо отметить универсальный характер законов наследственности и изменчивости для всех организмов, что и определяет общетеоретическое значение генетики.

Глава 4. Размножение и индивидуальное развитие организмов

Способность к размножению (воспроизведению себе подобных) относится к числу фундаментальных свойств живых организмов. Размножение обеспечивает непрерывность существования видов, поскольку продолжительность жизни отдельного организма ограничена. Процесс размножения всегда сопровождается процессом развития.

4.1. Виды размножения

В процессе эволюции живых организмов происходила и эволюция способов размножения, разнообразие которых наблюдаются у ныне живущих видов. Все варианты размножения можно разделить на два принципиально отличающихся типа – бесполое и половое.

Бесполое размножение

Бесполое размножение – это размножение без участия половых клеток. Оно происходит посредством клеток (одной или группы) материнского организма. Существует много разновидностей бесполого размножения.

Деление. Происходит путем митоза и характерно в первую очередь для представителей одноклеточных организмов.

Спорообразование. Происходит при помощи специализированных клеток – спор, имеющих гаплоидный набор хромосом. Каждая спора способна давать новый организм.

Почкование. Образование на теле взрослого организма «почки» из соматических клеток, которая отделяется и дает новую особь.

Вегетативное размножение. Строго говоря, это специфически растительный способ бесполого размножения – усами, побегами, корнеплодами и другими частями тела растений.

К бесполому размножению относятся различные варианты *фрагментации* – разделение тела организма на части, дающие новые организмы. Обычно это размножение в искусственных условиях. Оно широко используется в экспериментальной эмбриологии.

Весьма специфичным способом бесполого размножения является *полиэмбриония* – деление эмбриона на стадии 2–8 клеток, из которых образуются новые эмбрионы. Если все предыдущие варианты не характерны для высокоорганизованных животных, то полиэмбриония встречается даже у млекопитающих, в том числе и у человека.

При любых формах бесполого размножения потомки обладают генотипом, идентичным материнскому. Таким образом, все потомство одного материнского организма оказывается генетически однородным. Бесполое размножение – это более древний, первичный способ размножения. У ряда ныне живущих животных оно возникло как вторичное явление.

Половое размножение

Половое размножение – это размножение при помощи специализированных половых клеток – гамет. Обычно при половом размножении происходит слияние гамет двух родительских организмов в процессе оплодотворения. Таким образом, создается новая комбинация генов, осуществляется комбинативная форма наследственной изменчивости, обеспечивающая большие возможности приспособления организмов к изменяющимся условиям внешней среды. В этом заключается эволюционное преимущество полового размножения по сравнению с бесполым. В природе встречается особая форма полового размножения, представляющая собой развитие организмов из неоплодотворенной яйцеклетки – **партеногенез**. Партеногенез распространен среди самых разных групп животных. Проявляется двумя вариантами.

Облигатный партеногенез является естественным способом размножения организма, характерным для некоторых видов. *Факультативный партеногенез* представляет вариант, когда яйцеклетка может развиваться как с оплодотворением, так и без оплодотворения (рис. 4.1).

Рис. 4.1. Факультативный партеногенез характерен для пчел

Партеногенез вызывает большой общетеоретический интерес, так как он показывает, что гаплоидная яйцеклетка обладает всей полнотой генетической информации, необходимой для развития организма. В связи с этим проведены многочисленные эксперименты по искусственному партеногенезу.

4.2. Основные понятия биологии развития

В конце XX века зародилась новая междисциплинарная наука – ***биология развития***, объединившая достижения эмбриологии, генетики, биохимии, цитологии и ставшая одним из ведущих направлений в познании «феномена жизни». Биологию развития можно рассматривать как современную ***эмбриологию*** – науку с богатой историей, посвященную процессам эмбрионального развития и формирования половых клеток. В эмбриологии давно сложились основные понятия и терминология этой науки.

Онтогенез и прогенез

Онтогенез – это процесс индивидуального развития организмов. Традиционно под онтогенезом понимается процесс развития многоклеточного организма, образующегося в результате полового размножения от момента образования зиготы до смерти особи. Но понятие «онтогенез» применимо и к одноклеточным организмам, и к различным вариантам бесполого размножения. Эти онтогенезы могут значительно различаться между собой, могут иметь различные факторы развития, но в них всегда можно выделить начало и конец.

Наиболее сложный онтогенез характерен для высокоорганизованных животных. В нем выделяют два этапа: **эмбриогенез** – период от оплодотворения до выхода из яйцевых оболочек (до «рождения») и **постэмбриогенез** – период от «рождения» до смерти.

Прогенез включает процессы, предшествующие онтогенезу, но необходимые для его реализации: образование клеток, участвующих в размножении (гамет, спор), их развитие и дифференцировка, процесс оплодотворения.

Разнообразие жизненных циклов в природе

В природе встречается большое разнообразие процессов онтогенеза и прогенеза. Следствием такого разнообразия явилась закономерная смена гаплоидного и диплоидного состояний, которая получила название «**жизненный цикл**». В эволюционном ряду живых организмов, среди огромного множества жизненных циклов четко видна тенденция к существованию в диплоидном состоянии по мере усложнения организации. Эта тенденция вытекает из генетических преимуществ, которые дает

диплоидный кариотип.

У ***протистов*** сложно провести границу между прогенезом и онтогенезом. Жизнь большинства протистов протекает в гаплоидном состоянии. Диплоидной может быть только «зигота» (слияние двух особей), быстро претерпевающая мейоз. Такой мейоз называется *зиготическим*.

Вряд ли правомерно называть половым размножением различные виды обмена, передачи или объединения генетического материала у одноклеточных организмов (конъюгация, копуляция). Скорее эти явления, предназначенные для рекомбинации генетического материала у бактерий и протистов, служат аналогом полового процесса.

У ***растений*** наблюдается четкая смена поколений – гаплоидного (**гаметофит**) и диплоидного (**спорофит**). Каждому поколению соответствует свой онтогенез и прогенез. В спорофите представлены процессы спорогенеза: **микроспорогенез** (образование микроспор) и **мегаспорогенез** (образование мегаспор). Микроспоры обычно дают мужской гаметофит, а мегаспоры – женский гаметофит.

В гаметофитах происходит **гаметогенез** – образование мужских и женских половых клеток. Мейоз у растений происходит во время спорогенеза, поэтому он назывется *спорическим*. Гаметы, в свою очередь, образуются путем митоза гаплоидных клеток и участвуют затем в процессе оплодотворения.

Если проследить эволюцию растений, то четко видна тенденция к превалированию спорофита и редукции гаметофита в жизненном цикле. Только у мхов преобладает гаметофит, у всех остальных отделов – спорофит. У покрытосеменных растений наблюдается крайняя редукция гаметофита, представленного всего несколькими делениями в зародышевом мешке и пыльцевых зернах. Основная часть жизненного цикла проходит в диплоидном состоянии.

Животных можно рассматривать как организмы с полной редукцией гаплоидного поколения – гаплоидными у них являются только гаметы. Мейоз у животных происходит во время **гаметогенеза**, поэтому он называется *гаметическим*. Различают два вида гаметогенеза: **сперматогенез** (процесс образования мужских половых клеток – сперматозоидов) и **оогенез** (процесс образования женских половых клеток – яйцеклеток). Сперматогенез происходит в **семенниках** (мужских половых железах), а оогенез – в **яичниках** (женских половых железах).

Чередование поколений у животных иногда выражается чередованием полового способа размножения с бесполым или

партеногенетическим. Это чередование может происходить с той или иной степенью регулярности. Примером крайне нерегулярного события может служить полиэмбриония у человека – все случаи рождения однояйцовых близнецов.

Оплодотворение

Оплодотворение – это процесс объединения мужской и женской гамет. При этом формируется генотип особи, несущий информацию от обоих родителей. Оплодотворение влечет за собой два важных следствия: активация яйцеклетки (стимуляция ее к развитию) и восстановление диплоидного набора ядра путем слияния гаплоидных ядер гамет. Это довольно сложный, многоэтапный, каскадный процесс, завершающейся образованием **зиготы**. Несмотря на интенсивное изучение и огромное практическое значение для человека, в нем еще слишком много неясного.

С образования зиготы начинается онтогенез особи при половом размножении. Время существования зиготы до дробления можно рассматривать как первую стадию эмбриогенеза.

Половое размножение, для которого характерно образование гамет, обычно подразумевает наличие двух полов. Однако в природе встречаются виды, у которых одна особь способна производить и мужские, и женские гаметы. Это явление называется **гермафродитизмом**. У большинства гермафродитных видов имеются биологические барьеры, препятствующие самооплодотворению.

Эмбриогенез и постэмбриогенез

Процессы эмбриогенеза в природе отличаются особой сложностью и разнообразием. У многоклеточных животных они обычно включают в себя ряд последовательно сменяющих друг друга стадий: зиготы, дробления, гаструляции, органогенеза. Стадии эмбриогенеза мы рассмотрим далее на примере позвоночных.

Большое разнообразие онтогенезов наблюдается также в постэмбриональном периоде. В природе встречаются два варианта постэмбриогенезов.

Прямое развитие. Новорожденный организм обладает чертами организации взрослого организма, хотя и отличается от него размерами, пропорциями, недоразвитием половой системы, «ювенильными» особенностями.

Непрямое развитие (с метаморфозом). Рождается личинка, имеющая организацию, принципиально отличную от организации взрослого организма. Когда личинка достигает определенного уровня развития, происходит ее метаморфоз, в процессе которого формируются признаки взрослого организма. Как правило, метаморфоз связан с изменением образа жизни. Метаморфоз имеет место и в развитии некоторых растений (например, у паразитических растений).

Развитие с метаморфозом, вероятно, является более древним видом. Хотя в процессе эволюции многие животные перешли на прямой путь, развитие с метаморфозом чрезвычайно широко распространено в природе и встречается не только у низкоорганизованных, но и у высокоорганизованных групп (рис. 4.2). Оно имеет свои преимущества: способствует распространению малоподвижных видов, позволяет шире использовать различные экологические ниши и источники питания.

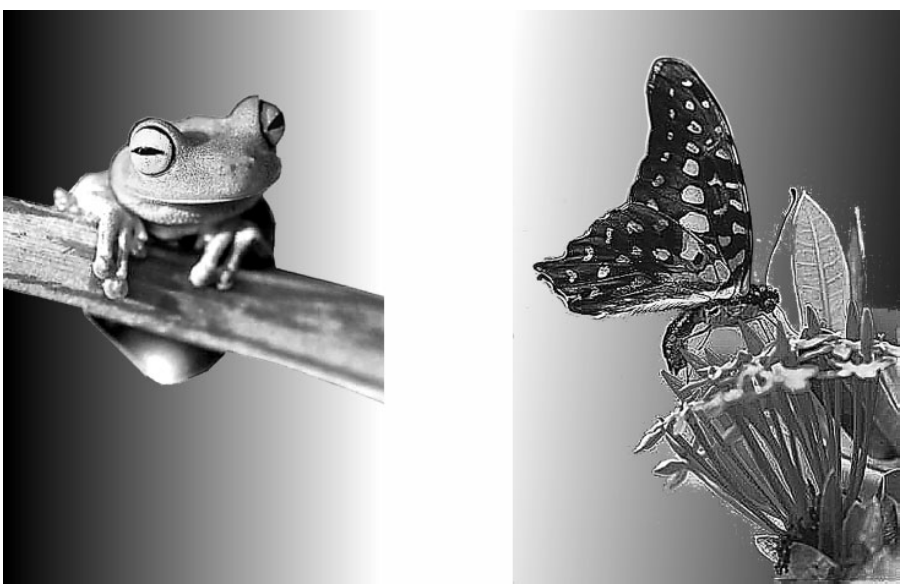


Рис. 4.2. Метаморфоз характерен для многих высокоорганизованных животных

Завершается онтогенез процессом старения и смертью организма. О механизмах старения в настоящее время имеются различные мнения. Известно, что в природе организмы обычно не доживают до старости. Если какие-либо гены связаны с позитивным и негативным эффектом, то отбор будет направлен на то, чтобы задержать проявление негативного эффекта до возраста, до которого этот организм все равно не доживает

(Кейлоу П., 1986). Примером искусственно созданных условий, нарушающих эту закономерность, являются лаборатория и человеческое общество.

4.3. Гаметогенез и эмбриогенез у животных

Разнообразие органического мира дает самое широкое многообразие онтогенезов. Хотя в учебниках процессы развития обычно демонстрируются на примере млекопитающих, к которым относится человек, не следует забывать, что для понимания общих закономерностей необходимо изучать онтогенезы разных представителей животных, растений, грибов, протистов. Этим занимается особая наука – ***сравнительная эмбриология***. Мы сейчас ограничимся рассмотрением прогенеза и эмбриогенеза позвоночных.

Происхождение и развитие половых клеток животных

Гаметогенез у животных проходит в несколько этапов (табл. 4.1).

Таблица 4.1. **Этапы гаметогенеза у животных**

Период	Процесс	Сперматогенез		Оогенез	
		Название гамет	Хромосомный набор	Название гамет	Хромосомный набор
Размножения	Митоз	Сперматогонии	$2n$	Оогонии	$2n$
Роста	Рост	Сперматоцит 1-го порядка	$2n$	Ооцит 1-го порядка	$2n$
Созревания	Мейоз-1	Сперматоцит 2-го порядка	n	Ооцит 2-го порядка	n
	Мейоз-2	Сперматида	n	Яйцеклетка	n
Формирования	Морфогенез	Сперматозоид	n	—	—

На 1-м этапе (период размножения) первичные клетки (*сперматогонии и оогонии*) делятся митозом.

На 2-м этапе (период роста) половые клетки не делятся, а только увеличиваются в размерах, в результате чего они превращаются в *сперматоциты 1-го порядка* и *ооциты 1-го порядка*.

На 3-м этапе (период созревания) происходят два последовательных мейотических деления. Процессы сперматогенеза и оогенеза в этом периоде проходят по-разному. У млекопитающих из сперматоцита 1-го порядка образуется два гаплоидных *сперматоцита 2-го порядка*, а из них 4 *сперматиды*. В

оогенезе из ооцита 1-го порядка образуются гаплоидные *ооцит 2-го порядка* и *1-е направительное тельце*. Из ооцита 2-го порядка образуются *яйцеклетка* и *2-е направительное тельце*. Направительные тельца, которые почти не содержат цитоплазмы вследствие неравномерного деления, дегенерируют.

В сперматогенезе выделяют еще 4-й период (формирования), в котором в результате цитоморфологических изменений из сперматид образуются *сперматозоиды*: формируются жгутики, конденсируется хроматин, изменяется форма клетки. Одной из специфических структур сперматозоида является **акросома**, содержащая литические ферменты, растворяющие яйцевые оболочки.

Если процессы гаметогенеза исследованы относительно подробно, то в вопросе происхождения половых клеток еще много неясного. Большинство авторов придерживаются взглядов о внегонадном возникновении **первичных половых клеток** (ППК) у позвоночных и их последующей миграции в половые железы. У млекопитающих, в том числе у человека, ППК появляются в стенке желточного мешка. Только после миграции в гонаду они становятся «настоящими» мужскими или женскими половыми клетками.

Регуляция гаметогенеза

Яйцеклетка является, пожалуй, наиболее уникальной из всех клеток в природе. Она в высшей степени специализирована для выполнения своей функции – рождения нового организма (Токин Б. П., 1987).

Яйцеклетки почти всех животных имеют особые морфологические образования – оболочки, которые могут служить показателем их высокой специализации и дифференциации. Функции оболочек весьма многообразны. Самая общая – защитная функция, особенно важная у яйцекладущих животных, развитие которых проходит вне организма матери. Другими функциями являются: трофическая, поддержание хода формообразовательных процессов, предотвращение полиспермии и т. д. Структура оболочек сильно различается в зависимости от их происхождения и от условий, в которых проходит развитие зародыша. Яйцевые оболочки делятся на три вида.

Первичная оболочка – образуется путем секреции веществ ооцитом.

Вторичная оболочка – образуется из фолликулярных клеток яичника либо из веществ их секреции.

Третичные оболочки – образуются за счет секреции желез стенки яйцевода. Эти оболочки наиболее разнообразны. Примерами третичных оболочек могут служить: коконы червей и моллюсков, студенистая оболочка амфибий, белковая, подскорлуповая и скорлуповая оболочки яиц птиц.

Не у всех животных встречаются все три типа оболочек – некоторые яйца могут иметь только один или два типа.

Особо следует отметить роль *фолликулярных клеток*, окружающих формирующиеся гаметы. Они являются посредниками во взаимоотношениях с родительским организмом, выполняют многочисленные регуляторные функции. Яйцеклетка, окруженная слоем фолликулярных клеток и соединительной ткани с кровеносными капиллярами, образует функциональную единицу – **фолликул**. Фолликулярные клетки изменяются в ходе оогенеза, отражая функциональное состояние фолликула.

Не меньшее значение имеют фолликулярные клетки (и у беспозвоночных, и у позвоночных) в гормональной регуляции. У человека уровень гонадотропных гормонов гипофиза – *фолликулостимулирующего гормона (ФСГ)* и *лютеинизирующего гормона (ЛГ)*, а также *эстрогенов* (женских половых стероидных гормонов) определяет наступление овуляции. Во время овуляции происходит разрыв фолликула и выход ооцита из яичника. Одной из загадок этого процесса у человека является выбор только одного из многочисленных фолликулов к моменту ежемесячной овуляции. Вероятно, это является следствием механизма обратной связи, блокирующего созревание других фолликулов после активации одного.

Половые клетки разных полов весьма сильно различаются между собой. Диаметр яйцеклетки человека около 150 мкм, а яйцеклетки, богатые желтком (амфибии, рептилии, птицы), достигают гигантских для клеточного уровня размеров. Длина сперматозоида – около 60 мкм, причем 55 мкм приходится на хвост.

В сперматогенезе мы можем наблюдать также уникальную систему регуляции. При этом процессе митоз и мейоз не сопровождаются полным цитокинезом, поэтому все образующиеся клетки соединены цитоплазматическими мостиками. Непрерывность цитоплазмы на протяжении сперматогенеза позволяет осуществлять контроль дифференцировки продуктами диплоидного генотипа. Это немаловажный факт, поскольку сперматозоиды, в отличие от яйцеклетки, проходят заключительные этапы дифференцировки в гаплоидном состоянии. Семенные канальцы имеют специфические *клетки Сертоли*, которые по своему происхождению и функциям

аналогичны фолликулярным клеткам яичника и обеспечивают развитие мужских половых клеток.

Механизм гормональной регуляции процессов полового размножения – это один из наиболее сложных и интенсивно разрабатываемых разделов ***эндокринологии*** – науки о железах внутренней секреции.

Стадии зиготы и дробления

Зигота, образующаяся в результате слияния гамет, представляет собой одноклеточную стадию развития многоклеточного организма. Хотя продолжительность этой стадии обычно невелика, удается проследить происходящие в ней цитоморфологические и биохимические изменения. Эти изменения играют важную роль для последующих процессов эмбриогенеза. У ряда животных уже в зиготе начинается синтез белка на и-РНК, образованной еще во время оогенеза.

Дробление представляет собой процесс следующих друг за другом митотических делений, часто неравномерных. Клетки, образующиеся в процессе дробления, называются **бластомерами**. Заканчивается дробление образованием **бластулы**, обычно имеющей внутреннюю полость – **бластоцель**. Характерная особенность периода дробления – отсутствие роста. Хотя зародыш на стадии бластулы может состоять из сотен клеток, его размер не превышает размера зиготы.

В зависимости от типа яиц существует несколько видов дробления и бластул. Выделяют два основных типа яиц.

Гомолецитальные яйца – имеют расположенное в центре ядро и равномерно распределенный в цитоплазме желток.

Телолецитальные яйца – имеют четко выраженную полярность, эксцентричное расположение ядра и неравномерно распределенный в цитоплазме желток.

Гомолецитальные яйца дают обычно бластулы с одинаковыми бластомерами: *целобластулу* (с полостью) или *морулу* (без полости). Телолецитальные яйца дают бластулы с неравными бластомерами: *амфибластулу* (полное дробление) или *дискобластулу* (частичное дробление). У млекопитающих в результате дробления образуется морула, но затем в ходе полного асинхронного деления бластомеров возникает дополнительная стадия – *зародышевой пузырек,* или *бластоциста*.

Гаструляция

Гаструляция – это процесс перемещения эмбрионального

материала с образованием многослойного зародыша, или **гаструлы**. Слои тела зародыша называются **зародышевыми листками**. В процессе гаструляции вначале образуются наружный (**эктодерма**) и внутренний (**энтодерма**) зародышевые листки, а затем формируется средний листок (**мезодерма**). Только у кишечнополостных гаструляция заканчивается стадией двух зародышевых листков. Несмотря на разнообразие процессов гаструляции, они классифицируются в несколько основных типов.

Инвагинация – впячивание стенки бластулы внутрь бластоцели.

Иммиграция – выселение части клеток стенки бластулы внутрь бластоцели.

Деляминация – разделение слоя клеток бластулы на два.

Эпиболия – обрастание крупных бластомеров мелкими. Эпиболия характерна для телолецитальных яиц.

Интересно отметить, что у большинства животных, особенно высших, мы встречаем проявление разных типов гаструляции. Разнообразны в природе и способы образования мезодермы.

В развитии позвоночных сразу за гаструляцией выделяют особую стадию – **нейруляцию**, когда происходит закладка материала нервной пластинки, дающей впоследствии начало нервной системе. Зародыш на этой стадии называется **нейрулой**.

Органогенез и гистогенез

Органогенез – это процесс образования органов в результате прогрессирующей дифференцировки клеток. Процесс органогенеза всегда сопровождается параллельным процессом образования тканей – **гистогенезом**. Процессы формирования тканей и органов издавна привязывают к определенным зародышевым листкам. Хотя теория зародышевых листков является одним из крупнейших теоретических обобщений в биологии, ее нельзя понимать излишне односторонне. Необходимо учитывать, что развитие органа – процесс не автономный (особенно вначале), а происходящий при взаимодействии различных зачатков, под контролем генотипа организма. Особое значение в настоящее время придается регуляторным генам, контролирующим деятельность структурных генов.

В эмбриогенезе позвоночных животных можно отметить формирование особых **провизорных** (временных) органов. У млекопитающих такими органами, или «зародышевыми оболочками», служат *желточный мешок, амнион, хорион* и *аллантоис*.

Развитие зародыша, в процессе которого, наряду с зародышевым материалом, возникает и внезародышевый материал, дающий провизорные органы, называется **мербластическим**. Такой тип развития характерен для подавляющего большинства позвоночных.

Развитие зародыша без образования провизорных внезародышевых органов, когда весь материал идет на построение тела зародыша, называется **голобластическим**. Из позвоночных такой тип характерен только для круглоротых и амфибий.

Особо следует выделить у млекопитающих специальную структуру зародыша – **плаценту**, через которую осуществляется его питание и обмен веществ. Плацента образована соединением участков хориона (наружной зародышевой оболочки), эмбриона и слизистой оболочки матки материнского организма. Сам эмбрион находится внутри амниона, в амниотической жидкости.

Существует несколько видов плацент в зависимости от типа взаимосвязи хориона и матки. Для предотвращения смешивания крови зародыша и матери формируется особая система клеток – **гематоплацентарный барьер,** или **гистион**. В состав гистиона входят разнообразные клеточные элементы (Данилов Р. К., Боровая Т. Г., 2003).

Возникновение плаценты и эволюцию установления все более тесных связей зародыша с материнским организмом у млекопитающих можно рассматривать в свете теории паразитизма: у зародыша развиваются приспособления для использования материнского организма в качестве источника питания (Токин Б. П., 1987).

Критические периоды развития

Рассматривая органогенез, необходимо остановиться на феномене «критических периодов» в развитии. В самом общем виде их можно охарактеризовать как периоды с наибольшей скоростью развития, что всегда влечет за собой особую чувствительность к воздействию извне. На ранних стадиях эмбриогенеза эти периоды являются критическими для всего организма, на более поздних стадиях имеются критические периоды в развитии отдельных органов. Автором наиболее разработанной для своего времени теории о критических периодах в эмбриогенезе по праву считается российский эмбриолог П. Г. Светлов (1892–1974).

По П. Г. Светлову, у человека первый критический период связан с процессом **имплантации** – внедрения бластоцисты в

стенку матки. Он приходится на конец 1-й, начало 2-й недели развития. Второй критический период – **плацентация**, т. е. период эмбриогенеза, во время которого происходит развитие плаценты. Он приходится на 3–6-ю неделю беременности. Критические периоды для определенных систем организма можно выделить в постэмбриогенезе.

Следует заметить, что не все эмбриологи разделяют концепцию критических периодов, поскольку повышенная чувствительность эмбрионов к различным агентам может приходиться на разные периоды.

4.4. Теоретическое значение и проблемы биологии развития

Как уже отмечалось, проблема механизмов развития многоклеточного организма из оплодотворенной яйцеклетки является одной из ключевых проблем биологии. Биология развития в настоящее время находится на «переднем крае» познания жизни. Раскрытие тайн онтогенеза имеет огромное общетеоретическое и методологическое значение.

Проблема механизма развития в истории эмбриологии

История эмбриологии до возникновения генетики выглядит как время борьбы двух подходов к развитию – преформизма и эпигенеза. Хотя эти два течения берут начало в работах мыслителей Древней Греции, как научные направления они оформились в XVII–XVIII веках.

Преформизм представляет собой учение о развитии как процессе развертывания изначально заложенных структур. В зависимости от предполагаемого местонахождения «преформированного» зародыша (либо сперматозоид, либо яйцеклетка) преформисты делились на две группы: анималькулисты (или гомункулисты) и овисты.

Эпигенез представляет собой учение о развитии как процессе новообразования, а не развертывания заложенных структур.

Самым известным сторонником анималькулизма был знаменитый голландский микроскопист А. Левенгук (1632–1723) с его идеей «гомункулуса», находящегося в сперматозоиде. Сторонниками овизма были такие ученые, как голландский анатом Р. де Грааф (1641–1673), итальянский микроскопист М. Мальпиги (1628–1694), швейцарский натуралист Ш. Боннэ (1720–1793). Но, пожалуй, наиболее авторитетным идеологом преформизма был выдающийся швейцарский физиолог А. Галлер (1708–1777).

Основным источником трудностей для теории преформизма служили явления изменчивости. Особенно привлекала внимание ученых того времени проблема уродств, служившая поводом для многочисленных диспутов. Идеалистические и механистические (а иногда и фантастические) взгляды в первых теориях онтогенеза неоднократно переплетались с ценными научными наблюдениями.

Эпигенез как целостная концепция впервые был выдвинут

академиком Санкт-Петербургской академии наук К. Ф. Вольфом (1734–1794) в работе «Теория развития» (1759). В «лагере» сторонников эпигенеза крупнейшими авторитетами были французский натуралист Ж. Бюффон (1707–1788) и российский академик К. М. Бэр (1792–1876).

К. М. Бэр считается основателем современной эмбриологии. Его работы, особенно знаменитый труд «История развития животных» (1828), сделали эпигенетическое направление господствующим на долгие годы.

Однако проблема «источника» развития не была закрыта и в XX веке. С одной стороны, развитие генетики во многом позволило разрешить дилемму: «преформизм – эпигенез». Развитие организма – это и «преформизм» генетической программы, и «эпигенез» реализации этой программы в конкретных условиях внешней среды в период индивидуального существования особи. С другой стороны, чрезвычайная сложность процессов онтогенеза порождала все новые «вопросы без ответа». Эта сложность неоднократно толкала исследователей к поиску факторов развития виталистического характера. Можно вспомнить теорию «энтелехии» немецкого биолога Г. Дриша (1867–1941), теорию «биополя» советского гистолога А. Гурвича (1874–1954) и др.

В настоящее время механизмы онтогенеза анализируются в русле генетики развития. Не останавливаясь на столь сложной теме, требующей специального рассмотрения, отметим, что, по мнению генетиков, механизмы развития удивительно консервативны и весьма сходны у самых разных таксонов (Корочкин Л. И., 2002). Основу онтогенеза составляет взаимодействие генов, их системное, а не автономное функционирование.

В последние годы делаются активные попытки приложения к процессам онтогенеза синергетики, создаются математические модели, объясняющие механизм развития. Однако путь «от гена к признаку» еще хранит много тайн.

Проблема детерминации и дифференциации клеток

Проблема механизма развития неразрывно связана с проблемой клеточной дифференцировки. При половом размножении из одной клетки – зиготы – формируется многоклеточный организм. По мере развития образуются десятки различных видов клеток. Механизм клеточной дифференцировки, лежащий в основе этого разнообразия, является одним из самых сложных в биологии. Однако в многочисленных экспериментах

удалось выяснить некоторые общие закономерности.

В процессах гистогенеза ключевое значение имеют понятия детерминации и дифференциации.

Детерминация – это ограничение потенций клетки к различным дифференцировкам, определение направления ее специализации.

Дифференциация – это возникновение структурных отличий специализированных клеток.

Явления детерминации и дифференциации проявляются на уровне интегрированных клеточных систем. В основе этих процессов лежит дифференциальная активность генов, причем у эукариот она имеет многоуровневый иерархический характер. «Включение» гена в процесс транскрипции, или даже трансляции еще не означает реализации признака этого гена в фенотипе, поскольку возможен посттрансляционный уровень регуляции. Ключевую роль в процессах регуляции сейчас отводят регуляторным генам.

Еще до эры молекулярной биологии была показана важная роль взаимодействия эмбрионального зачатка с определенным окружением для нормальной дифференцировки. Такое явление получило название **эмбриональной индукции**. Неоспоримый вклад в эту область внес немецкий эмбриолог, лауреат Нобелевской премии 1935 года Г. Шпеман (1869–1941). Проблемы дифференциальной активности генов и эмбриональной индукции оказались тесно взаимосвязаны. Важную роль играет распределение биологически активных веществ вдоль эмбриональных осей (так называемая позиционная информация).

С вопросом клеточной детерминации также связана проблема ***половых клеток***. В истории биологии неоднократно высказывались гипотезы о существовании фундаментальных различий между половыми и соматическими клетками. Одной из самых известных является «теория зародышевой плазмы» А. Вейсмана (1834–1914), в которой постулируются представления о непрерывности в ряду поколений линии половых клеток.

Однако данные современной эмбриологии и генетики показывают, что формирование половых клеток тождественно процессам дифференцировки в любых других направлениях, а все особенности половых клеток обусловлены только их функцией. Хотя у некоторых животных половой зачаток обособляется очень рано, также рано могут обособляться и зачатки других органов. Так же как и во всех других клетках, процессу образования половых клеток предшествует многократное митотическое деление. Уникальным на пути специализации половых клеток является только дополнительное специфическое деление – мейоз.

В заключение остановимся на проблеме связи специализации клетки и ее способности к митозу. Следует заметить, что у большинства организмов способность к митотическому делению имеют только недифференцированные клетки. Специализированные клетки эту способность теряют. В определенный момент большинство видов клеток «выходят» из митотического цикла, направляясь по пути специализации. Однако в организме всегда есть резерв недифференцированных, так называемых *стволовых клеток*, которые являются объектом самого пристального изучения в последние годы.

Глава 5. Биологическая эволюция

Теория эволюции, объясняющая механизмы исторического развития живой природы, не просто общебиологическая теория. В значительной степени это мировоззренческая система, уровень разработанности которой имеет решающее значение для развития всех разделов биологии, для понимания человеком своего места в природе, для формирования менталитета общества.

5.1. «Эволюция эволюции»

История эволюционизма, или, как иногда говорят, «эволюция эволюции», является темой огромного числа публикаций (Завадский К. М., Колчинский Э. И., 1977; Waddington C., 1975). Рассмотрим основные вехи этой истории.

Эволюционизм возник как альтернатива учению о неизменности видов. Термин «эволюция» впервые был предложен швейцарским натуралистом Ш. Боннэ (1720–1793), который рассматривал ее как процесс развертывания возможностей, заложенных в материю Творцом. Первые, весьма несовершенные, концепции эволюции были выдвинуты французским натуралистом Ж. Бюффоном (1707–1788) и дедом Ч. Дарвина – Э. Дарвином (1731–1807). Однако наибольшую известность приобрела теория французского естествоиспытателя Ж.-Б. Ламарка (1744–1829). Свое эволюционное учение он изложил в знаменитой книге «Философия зоологии» (1809), где развивал взгляды о постепенном повышении уровня организации живых существ от простейших до человека. Ж.-Б. Ламарк выделил три основных фактора эволюции:

– *упражнение и неупражнение органов;*

– *наследование благоприобретенных признаков;*

– *внутреннее стремление организмов к прогрессу.*

Хотя наследование благоприобретенных признаков во времена Ламарка считалось само собой разумеющимся, его теория не получила признания среди современников. Многие обоснования Ламарка были неубедительны и явно натянуты. Большинство биологов того времени, в том числе и крупнейший авторитет – французский палеонтолог Ж. Кювье (1769–1832), стояли на позициях креационизма. Только после смерти Ж.-Б. Ламарка его теория получила развитие, породив целое направление – ***ламаркизм***, ставшее влиятельным течением эволюционизма.

Эволюционная теория Ч. Дарвина (1809–1882) – это крупнейшее событие в науке XIX века. Суть теории Дарвин изложил в своей эпохальной книге «Происхождение видов», изданной в 1859 году. С этой даты многие историки науки ведут отсчет современной биологии. Книга произвела настоящую революцию в научном мировоззрении. Заслуга Ч. Дарвина заключалась в том, что ему удалось определить движущие силы эволюционного процесса и выстроить убедительную систему доказательств эволюции. ***Дарвинизм*** сразу стал господствующим течением эволюционизма.

Ключевое расхождение позиций Ч. Дарвина и Ж.-Б. Ламарка выражалось в идее Дарвина о случайности изменений, передаваемых по наследству, а не под действием «внутреннего стремления организмов к прогрессу». Основными факторами эволюции по Дарвину были изменчивость, наследственность и отбор. Поскольку главным фактором у него выступает естественный отбор, дарвинизм иногда называют теорией естественного отбора. Относительно механизмов наследственности и изменчивости Дарвин, как и Ламарк, имел самые смутные представления. Однако, вне зависимости от механизма, изменчивость не была привязана к «желаниям» организма. Непрерывный ряд мелких изменений по сравнению с первоначальной формой и составляет «материал» эволюции. Ч. Дарвин снял ореол таинственности с эволюционного процесса.

В разработку теории естественного отбора после Дарвина весомый вклад внесли многие ученые. Это английский биолог Дж. Хаксли (1887–1975), российские эволюционисты И. И. Шмальгаузен (1884–1963) и Н. В. Тимофеев-Ресовский (1900–1981), американцы – генетик Т. Добжанский (1900–1975) и палеонтолог Дж. Симпсон (1902–1984). Их работы, базирующиеся на синтезе генетики и дарвинизма, заложили основы современной, так называемой ***синтетической теории эволюции (СТЭ)***.

Несмотря на огромное значение для биологии, с первых дней своего существования дарвинизм сталкивался с теоретическими затруднениями. Далеко не все из них смогла разрешить СТЭ. Такая ситуация, в свою очередь, постоянно порождала альтернативные теории, которые мы рассмотрим ниже.

Традиционно в СТЭ выделяют два раздела: *микроэволюция* и *макроэволюция*. Многие ученые считают самостоятельным разделом синтетической теории эволюции *видообразование* (Грант В., 1980; Старобогатов Я. И., 1988), с чем автору хотелось бы согласиться.

5.2. Микроэволюция

Микроэволюция – это эволюция в пределах вида. Она составляет «ядро» синтетической теории эволюции. В основе теоретических положений микроэволюции лежит популяционно-генетический подход.

Генетика популяций

Генетика популяций постулирует, что единица эволюционного процесса должна представлять неделимое единство и быть способной изменяться в ряду поколений. Ни вид, ни особь не удовлетворяют этим критериям. Элементарной единицей эволюционного процесса является популяция.

Популяция – это изолированная группа особей одного вида, связанная общностью территории и происхождения. Этот термин был предложен В. Иоганнсеном в 1908 г.

Популяция представляет собой непрерывный ряд поколений, она характеризуется и наследственностью, и изменчивостью. Понятие популяции применимо для организмов, как размножающихся половым путем, так и лишенных полового процесса.

Совокупность генов популяции называется **генофондом**. В природных популяциях большинство локусов генофонда характеризуются множественными аллелями.

Показатели частот аллелей и генотипов, составляющих популяцию особей, являются ее важнейшими характеристиками. Частоты позволяет рассчитать ключевой закон популяционной генетики – ***закон Харди – Вейнберга***. Он гласит, что *при случайном скрещивании и отсутствии внешних факторов частота аллелей в популяции постоянна*.

В генетике популяций выделяют два вида скрещиваний.

Панмиксия – случайное скрещивание: вероятность образования брачной пары не зависит от генотипа. В отношении целых генотипов панмиксия в природе редко выполняется, однако она вполне применима в отношении отдельных локусов.

Ассортативность – избирательное скрещивание: генотип влияет на выбор брачного партнера, т. е. особи с определенными генотипами спариваются чаще, чем при случайной вероятности. Одной из крайних разновидностей ассортативности является целенаправленный **инбридинг** – скрещивание между родственными особями.

Для обозначения частот аллелей в популяционной генетике

используются специальные символы:

p – частота аллеля *A;* q – частота аллеля *a*.

Тогда расчет частоты аллелей производится по формуле: $p + q + 1$.

Зная частоты аллелей, можно рассчитать частоты генотипов. Вероятность получения каждого генотипа равна вероятности объединения соответствующих гамет.

Для расчета частот генотипов применяют формулу квадрата двучлена:

$$(p + q)^2 + p^2 + 2pq + q^2,$$

где: p^2 – частота генотипа *AA*; $2pq$ – частота генотипа *Aa;* q^2 – частота генотипа *aa*.

В строгом виде закон Харди – Вейнберга применим только для идеальной популяции, т. е. достаточно большой популяции, в которой осуществляется панмиксия и не действуют эволюционные факторы. Только при этих условиях популяция находится в равновесии. Такие идеальные условия в природе никогда не реализуются. Отклонение от равенства Харди – Вейнберга свидетельствует о том, что на популяцию действует какой-либо фактор динамики популяций. Однако в любой достаточно большой популяции эти отклонения весьма незначительны, поэтому закон Харди – Вейнберга позволяет проводить важнейшие расчеты и является основой популяционной генетики.

В дикой природе редкие рецессивные аллели присутствуют в генофонде преимущественно в гетерозиготном состоянии. Чем ниже частота аллеля, тем большая доля этого аллеля представлена в популяции в составе гетерозигот. Гетерозиготы служат важным потенциальным источником эволюционной изменчивости.

Для анализа изменений генных частот под действием отбора в настоящее время разработаны сложные системы уравнений, характеризующиеся наличием большого количества переменных факторов.

Эволюция – это процесс постепенного изменения частот и видов аллелей во многих локусах под действием этих факторов.

Факторы эволюции

Процессы, изменяющие частоту аллелей в популяциях, получили название **элементарных эволюционных факторов**. В популяционной генетике выделяют четыре основных

эволюционных фактора.

Мутационный процесс. Мутации – единственный процесс образования новых генетических вариантов. Но поскольку мутации – редкое событие, то сами они изменяют генофонд чрезвычайно медленно.

Поток генов – обмен генами между разными популяциями. Миграции особей способны изменить частоту аллелей значительно быстрее, чем мутации.

Дрейф генов – случайные изменения частот аллелей в популяции. Наблюдения показали, что для популяций с числом особей более 100 влияние дрейфа генов незначительно. Однако в некоторых случаях вклад дрейфа генов может быть существенным.

Среди эволюционистов нет единого мнения относительно совокупности основополагающих эволюционных факторов. До сих пор идут споры о роли главного фактора по Ч. Дарвину – *борьбы за существование*. В российской традиции принято выделять *фактор изоляции* – возникновение барьеров, ограничивающих панмиксию.

Все перечисленные эволюционные факторы являются ненаправленными. Ни один из них не приводит к изменению приспособленности организмов. Единственный направленный эволюционный фактор – **естественный отбор**. Именно он способствует повышению адаптации организмов.

Естественный отбор

Естественный отбор – важнейший фактор эволюции. Дарвинизм (а именно на базе дарвинизма построена СТЭ), как уже отмечалось выше, называют теорией естественного отбора.

Кратким и удачным определением отбора может служить сформулированное И. Лернером: *«Отбор – это дифференциальное воспроизведение генотипов»* (Lerner J., 1958). Данное определение показывает, что воспроизведение подразумевает не более интенсивное, а более эффективное размножение. Очень хорошо естественный отбор охарактеризовал один из основателей современной цитогенетики С. Дарлингтон (1903–1981) – как процесс переноса *«…с химического уровня мутации на биологический уровень адаптации»* (Darlington C., 1958).

Роль естественного отбора – это один из ключевых дискуссионных вопросов эволюционной биологии на всем протяжении ее истории.

К середине XX века, благодаря фундаментальным теоретическим разработкам И. И. Шмальгаузена и Дж. Симпсона,

в эволюционной биологии сформировалось представление о трех формах отбора.

Стабилизирующий отбор – это преимущественное выживание организмов, обладающих признаками, не имеющими заметных отклонений от нормы, свойственной данной популяции. Наиболее очевидный результат действия стабилизирующего отбора – стабилизация уже существующей нормы реакции по данному признаку.

Движущий отбор – способствует сдвигу среднего значения признака. При направленном изменении среды чаще выживают особи, обладающие индивидуальными особенностями, соответствующими этому изменению. Такой отбор способствует закреплению новой формы взамен старой, пришедшей в несоответствие с изменившимися условиями внешней среды.

Дизруптивный отбор – отбор, направленный против особей со средним значением признаков и ведущий к разрыву популяции на несколько групп по данному признаку.

Такое деление нашло хорошее подтверждение в последующих экспериментальных исследованиях.

Изменчивость признака в популяции описывается кривой нормального распределения. Нормальный генотип приводит к развитию особи, близкой по своим признакам к средней норме (*моде*) вариационной кривой данного признака. Чем больше изменен генотип особи, тем реже встречаются такие особи. Если генотип изменен настолько, что онтогенез не может привести к развитию половозрелой особи, то такая особь находится за пределами вариационной кривой (летальные мутации).

Помимо отмеченных трех форм отбора существует множество других классификаций. В популяционной генетике внимание акцентируется на изменение частоты аллелей в популяции и выделяются следующие варианты отбора (Айала Ф., Кайгер Дж., 1988):

– *отбор против рецессивного аллеля;*
– *отбор против доминантного аллеля;*
– *отбор против нейтрального аллеля;*
– *отбор в пользу гетерозигот;*
– *отбор против гетерозигот;*
– *частотно-зависимый отбор.*

Последний вариант весьма интересен. Он характеризуется возрастанием вероятности скрещивания в зависимости от частоты генотипа, причем часто отбор происходит в пользу редкого аллеля.

Важную роль в природе играет отбор в пользу гетерозигот, приводящий к устойчивому полиморфизму популяций. В

эволюционной экологии особое значение придается отбору по стратегиям размножения, которые мы рассмотрим далее. Весьма специфичной разновидностью отбора является половой отбор.

Существует множество других классификаций естественного отбора, причем не всегда среди эволюционистов наблюдается единство мнений.

Половой отбор

Большой интерес представляет выделенный еще Ч. Дарвином **половой отбор**, который сыграл заметную роль в эволюции человека. Дарвин различал два вида полового отбора, и его наблюдения подтвердились в дальнейших исследованиях. Первый вид – это состязание самцов за право обладания самками, второй – выбор самками полового партнера.

В 1972 г. Р. Триверс выдвинул ***теорию «родительского вклада»***, согласно которой этот выбор осуществляет пол, вносящий наибольший вклад в заботу о потомстве (Trivers R., 1972). В подавляющем большинстве случаев в природе таким полом является женский.

Один аспект полового отбора всегда привлекал внимание исследователей. Это наличие громоздких украшений у самцов, которые могут быть весьма неблагоприятными для их владельцев (рис. 5.1).

Рис. 5.1. Многообразные украшения у самцов – результат действия полового отбора

До сих пор общепринятого объяснения этому явлению не найдено. Один из основателей популяционной генетики Р. Фишер полагал, что украшения сохраняются отбором потому, что они привлекают самок (Fisher R., 1930). Первоначально такие украшения возникают из-за их генетического сцепления с какими-то полезными генами. Затем этот признак развивается как самоусиливающийся процесс.

А. Захави предложил свое объяснение предпочтительному выбору самками самцов (Zahavi A., 1975). Согласно выдвинутому им ***«принципу гандикапа»***, броские, нефункциональные черты являются демонстрацией особенно «качественных» генов (*гены самца столь качественны, что он способен нести излишества*). Такая версия приобрела большую популярность, хотя и встретила критику со стороны некоторых эволюционистов.

5.3. Видообразование

Процесс образования новых видов, происходящий на основе преобразований популяций, называется ***видообразованием***. Понятно, что невозможно изучать видообразование, не имея определения вида и критериев его выделения.

Вид – это фундаментальное понятие в биологии. Однако его общепринятое определение отсутствует, хотя существуют десятки концепций вида. Представление о том, что такое вид, менялись на протяжении истории биологии неоднократно. Первым сформулировал представление о виде как особой категории английский естествоиспытатель Д. Рэй (1627–1705) еще в 1683 году, и с тех пор споры по этой проблеме не утихают. Ж.-Б. Ламарк поставил перед биологией знаменитую дилемму: *«Либо виды без эволюции, либо эволюция без видов»*. Аналогичные мысли высказывал и сам Ч. Дарвин: *«Термин вид я считаю совершенно произвольным, надуманным…»*. И в настоящее время механизм видообразования представляет собой сложнейшую проблему биологии.

Не останавливаясь на различных теориях видообразования, отметим, что в систематике наибольшее признание получила ***биологическая концепция вида*** известного эволюциониста Э. Майра. Он дает определение вида как *«группы скрещивающихся популяций, репродуктивно изолированных от других таких групп»* (Майр Э., 1968). Под репродуктивной изоляцией подразумевается нескрещиваемость именно в природе – в экспериментальных условиях возможна межвидовая и даже межродовая гибридизация. Поэтому решающим критерием служит не принципиальная невозможность межвидового скрещивания, а наличие природных изолирующих условий, уменьшающих (или исключающих) эту возможность. Изоляция служит решающей предпосылкой для процесса видообразования (Майр Э., 1974). Поскольку существует несколько видов изолирующих механизмов, известно и несколько способов видообразования.

Аллопатрическое видообразование возникает вследствие географических барьеров на пути обмена генов.

Симпатрическое видообразование возникает вследствие репродуктивных барьеров на пути обмена генов.

Концепция Э. Майра имеет свои слабые места (существование которых не отрицал и сам автор). Формирование генетической изоляции обычно долгий процесс, который сопровождается прогрессивным уменьшением обмена генов между популяциями. Неясно, насколько малым может быть этот обмен генов, чтобы

говорить о наличии генетической изоляции. Не всегда ясно, какие популяции уже можно считать отдельными видами, а какие – входящими в один вид. Разработанная в теории совокупность критериев вида (*генетический, морфологический, географический, геносистематика и др*.) не всегда применима на практике. В каждом конкретном случае необходимо пользоваться всеми доступными критериями. Такой подход дает широкие возможности для проявлений субъективизма.

В настоящее время в биологии решающее значение придается эволюции генотипа, а не морфологическим различиям. Разработано множество моделей хромосомного видообразования, в частности путем центрических слияний (робертсоновских транслокаций), широко распространенных в природе. Быстрое преобразование генома может быть одним из направлений видообразования в русле традиций сальтационизма.

Теория видообразования интенсивно разрабатывается в настоящее время, наблюдается смена господствующей «парадигмы» на эту проблему.

5.4. Макроэволюция

Макроэволюция – это эволюция надвидовых таксонов. Как раздел эволюционной теории она в настоящее время не представляет собой единую и стройную систему. Скорее, это несколько теорий, в той или иной степени связанных между собой.

Проблемы макроэволюции

В рамках макроэволюции рассматривается широкий круг вопросов, касающихся закономерностей эволюции таксонов. Это анализ филогенетических изменений органов в связи с их функцией, анализ основных типов филогенеза и факторов, их определяющих, проблема поли– и монофилического происхождения таксонов, проблемы специализации, вымирания, скорости эволюции.

Одна из самых острых проблем эволюционной биологии касается вопроса сводимости закономерностей макроэволюции к микроэволюционным законам, наличия в макроэволюционных процессах особых факторов, не обнаруживаемых на микроэволюционном уровне. По всем этим вопросам среди ученых нет единого мнения. Именно они служат причиной наиболее острых разногласий в эволюционной биологии.

Становление крупного таксона можно проследить, исследуя его **филогенез** – исторические преобразования организмов (точнее, линию развития данного типа организации). О филогенезе приходится судить на основании реконструкций изменений отдельных признаков. Подобные реконструкции есть результат двух экстраполяций: с ограниченного количества сведений по филогенезу признаков на филогенез целого организма и с филогенеза организма на филогенез таксона. Поскольку филогенез крупных таксонов занимает десятки миллионов лет, экстраполяции столь продолжительных этапов неизбежно сопряжены с погрешностью.

Среди закономерностей филогенеза необходимо отметить ***закон необратимости эволюции***, выдвинутый бельгийским палеонтологом Л. Долло (1857–1931) еще в 1893 году. В кратком виде его можно сформулировать так: *любая систематическая группа никогда не возвращается в исходное состояние своих предков*. Даже если какая-либо группа оказывается в условиях существования, тождественным исходным, она всегда сохраняет какой-нибудь след промежуточных этапов. Закон Долло

представляет собой одно из важнейших обобщений эволюционной теории. Он объясняется системностью организации генома в природе. Поскольку геном непрерывно изменяется в процессе эволюции, возвратные мутации (даже если они и произойдут), перестраивая морфогенез, не могут вернуть организм в исходное состояние.

Большую сложность для анализа филогенетических связей создает явление конвергенции. **Конвергенция** – это возникновение в процессе эволюции сходных черт организации у неродственных групп организмов. Конвергенция объясняется тем, что в одних и тех же условиях среды отбор вырабатывает сходные приспособления (рис. 5.2). Примеры конвергенции можно найти практически во всех эволюционных рядах, в том числе и в эволюции человека.

Рис. 5.2. Форма тела у акулы и дельфина может служить примером конвергенции

Важнейшую проблему направленности эволюции мы рассмотрим после анализа альтернативных теорий эволюционизма.

Филогенез и онтогенез

И. И. Шмальгаузен (1969) дает еще одно определение филогенеза как *«исторической последовательности онтогенезов»*. Необходимо подчеркнуть, что онтогенез эволюционировал как ***целостный процесс***, обеспечивающий наиболее надежный способ оставления потомства.

Взаимоотношения онтогенеза и филогенеза были предметом самого пристального изучения в истории биологии. Можно отметить закон «лестницы существ» Ш. Боне, «теорию параллелизма» И. Меккеля, «закон зародышевого сходства» К. Бэра.

Первую попытку найти механизм, связывающий онтогенез и эволюцию, сделал Ф. Мюллер (1821–1897) в книге «За Дарвина»

(1864). Его идеи в дальнейшем разработал один из крупнейших биологов XIX века Э. Геккель (1834–1919), выдвинув в книге «Общая морфология организмов» (1866) знаменитый ***биогенетический закон***. В сокращенном виде закон гласил: *онтогенез повторяет филогенез*.

Большое влияние на самые разные разделы биологии оказала теория ***филэмбриогенезов*** А. Н. Северцева (1866–1936), поскольку она постулировала первичность онтогенетических изменений по отношению к изменениям взрослого организма в ходе филогенеза (Северцев А. Н., 1967).

Современные исследования в области генетики показали, что фенотип не строго детерминирован генетической программой развития. Почти в любом онтогенезе можно наблюдать возможность выбора из альтернативных фенотипов, но число возможных направлений онтогенеза ограничено. Такую направленность известный английский эмбриолог К. Уоддингтон назвал **канализацией развития** (Уоддингтон К., 1964). Наглядным примером этого положения могут служить различные касты общественных насекомых, значительно различающиеся по своему морфологическому строению. Морфологическое разнообразие в данном случае обусловлено влиянием на генотип разных гормонов, выполняющих функцию «переключателей» для различных генетических программ.

Сами морфогенетические пути представляют собой каскады индукционных взаимодействий. Хотя они исключительно устойчивы, изменения возможны на любой стадии развития. На чем более ранней стадии онтогенеза возникают какие-либо изменения, тем больший фенотипический эффект мы наблюдаем. Конечно, при этом велика вероятность того, что такие изменения вызовут нарушения онтогенеза и образование нежизнеспособных зародышей. Зато в тех случаях, когда потомство оказывается жизнеспособным, возможны макроэволюционные события (Рэфф Ф., Кофмен Т., 1986).

Отдельно следует рассмотреть основной механизм эволюции путем изменения онтогенезов – **гетерохронию**, или изменение относительных сроков развития.

Гетерохрония

Первую классификацию явлений гетерохронии предложил Г. де Бер, выделив 8 разных типов (DeBeer G., 1958). Затем различные авторы давали другие классификации и свои термины, что создавало терминологическую путаницу (Gould S., 1977).

В самом общем виде все варианты гетерохронии можно

разделить на две группы.

При **педоморфозе** у взрослых особей сохраняются признаки ранних стадий развития предков.

При **гиперморфозе** признак взрослой предковой формы становится ювенильным признаком потомков.

Все явления гетерохронии связаны с диссоциацией между скоростями развития соматических признаков и гонад. В обоих направлениях возможны как изменение скорости развития соматического признака при неизменной скорости развития гонад, так и изменение скорости развития гонад при неизменной скорости развития соматического признака.

Гиперморфоз – обычный механизм увеличения размеров в эволюционном ряду. Общеизвестными примерами служат гигантские динозавры, третичные млекопитающие, современные киты, растение секвойя. В палеонтологической летописи известны насекомые с 1,5-метровым размахом крыльев, 7-метровые амфибии. У животных гигантизм часто наблюдается при сопряженном отборе хищника и жертвы. Гиперморфозом объясняется и переразвитие отдельных органов, таких как клыки саблезубых тигров и бивни мамонта.

Хотя примеры гиперморфоза не являются редкостью, значительно чаще в эволюции встречается педоморфоз. Он может проявляться задержкой соматического развития при неизменном течении полового созревания. Такой вариант называется **неотенией**. При другом варианте (*педогенезе*) ускоряется созревание гонад и половая зрелость наступает в ювенильном теле, что обычно приводит к уменьшению размеров тела в эволюционном ряду. Как справедливо заметил один из крупнейших палеонтологов XX века А. Ромер, разграничить педогенез и неотению часто практически невозможно (Ромер А., Парсонс Т., 1992).

Термин «неотения», предложенный Коллманом еще в XIX веке, получил наиболее широкое распространение и часто применяется как синоним термина «педоморфоз». Лучше других это явление изучено у хвостатых амфибий, у которых оно регулируется относительно простой цепочкой гормональных реакций. Главную роль в этой регуляции играют гормоны щитовидной железы. Классическим примером служит излюбленный объект лабораторных исследований – *аксолотль*. Среди хвостатых амфибий есть как виды, проходящие метаморфоз, так и не проходящие его. Имеются виды, у которых метаморфоз достигается только в лабораторных условиях.

Неотения – это один из магистральных путей эволюции многих групп, в том числе и высокоорганизованных (травянистых

растений, насекомых и даже человека).

5.5. Альтернативные теории и синтез идей эволюционизма

В рамках научной методологии эволюционизму нет альтернативы, поскольку такой альтернативой может служить только креационизм. Однако сам эволюционизм не является однородным течением. Хотя после чтения популярных книг и учебников по теории эволюции создается впечатление, что дарвинизм является единственной эволюционной теорией, на самом деле это не так. Вся история дарвинизма и его современного варианта в виде СТЭ проходила в полемике с альтернативными направлениями. Как писал об этом известный российский антрополог В. П. Алексеев, *«вряд ли где еще сталкиваются столь противоречивые мнения, и столкновения бывают столь остры»* (Алексеев В. П., 1984).

Многообразие альтернативных концепций эволюции можно сгруппировать в три главных направления: ламаркизм, ортогенез и сальтационизм. Многие концепции в настоящее время представляют только исторический интерес, но все они послужили делу творческого развития эволюционизма.

Ламаркизм

В основе всех вариаций ламаркизма лежит принцип наследования приобретенных признаков. Большинство из этих вариаций сейчас являются достоянием истории. Среди «неоламаркистов» наибольшую известность в свое время получила теория «психоламаркизма» американского палеонтолога Э. Копа (1840–1897), хотя на самом деле ее трудно отнести к ламаркизму, поскольку она содержит положения всех трех антидарвиновских направлений. Э. Коп активно критиковал теорию естественного отбора, поддерживая как наследование приобретенных признаков, так и направленность эволюции. В области палеонтологии Э. Коп считался крупным специалистом, открывшим ряд фундаментальных закономерностей. Широко известен так называемый закон Копа (1904): *филогенез крупных таксонов начинается от неспециализированных форм исходной группы*.

Особое место среди ламаркистского направления занимает псевдонаучная «теория» Т. Д. Лысенко (1898–1976) в Советском Союзе. В условиях тоталитарной системы взгляды Лысенко получили господствующее положение, что имело весьма

трагические последствия для советской биологии. В чисто научном плане работы Лысенко представляют собой эклектичную смесь положений из различных теорий, «приправленную» своими самыми фантастическими представлениями. При этом вся классическая генетика объявлялась им буржуазной лженаукой. Трагической судьбе генетики в Советском Союзе посвящено множество книг (Сойфер В. Н., 1989; Медведев Ж. А., 1993).

Ортогенез

Ортогенез – это идея направленной эволюции, вытекающая из признания у организмов предрасположенности изменяться в определенном направлении, которое и определяет направление эволюции. Эта идея базируется на признании изначальной целесообразности в природе. Ортогенез не является единым учением, а представлен множеством отдельных концепций, которые начали появляться почти одновременно с теорией Дарвина.

У истоков этого направления стоят такие известные ученые, как немецкий ботаник К. Нэгели (1817–1891), американский палеонтолог Г. Ф. Осборн (1857–1935), немецкий зоолог Т. Эймер (1843–1898). Эти авторы, несмотря на различия взглядов, отрицали как наследование приобретенных признаков, постулируемое ламаркизмом, так и естественный отбор, постулируемый дарвинизмом, в роли ведущих факторов эволюции. Некоторые сторонники ортогенеза стояли на виталистических позициях. Но в современном варианте ортогенез чаще выражается как тенденция мутаций проявляться в определенном направлении.

Из концепций ортогенеза в России наиболее известна теория **номогенеза** Л. С. Берга (1876–1950). Естественному отбору Л. С. Берг придавал второстепенное значение «сортировщика вариаций». Главную роль он отдавал другому фактору – направленной динамике эволюционных изменений. Эволюцию Л. С. Берг рассматривал как развертывание уже существующих задатков (Берг Л. С., 1977). Теория номогенеза является, пожалуй, наиболее разработанной из ортогенетических концепций. Даже принципиальные противники ортогенеза высоко оценили эрудицию автора, глубину его аргументации, гармоничность системы (Dobzhansky Th., 1975). Взгляды Л. С. Берга разделял и А. А. Любищев (1890–1972) – один из последних российских «биологов-энциклопедистов».

Сальтационизм

Сальтационизм, или теория прерывистой эволюции, постулирует «скачкообразное» возникновение новых форм путем редких единичных мутаций. И сальтационизм, и СТЭ рассматривают начальный источник изменчивости как случайный по отношению к направлению эволюции. Основателем этого направления можно считать выдающегося немецкого эмбриолога Р. Гольдшмидта (Goldschmidt R., 1940).

Сальтационизм хорошо объясняет главную трудность дарвинизма (т. е. постепенной эволюции) – почти полное отсутствие промежуточных форм. В его пользу были интерпретированы и такие открытия в области молекулярной биологии, как распространенность нейтральных мутаций, явление горизонтального переноса генов вирусами и др.

Сторонниками сальтационизма являются многие известные эволюционисты современности (Gould S., Eldredge N., 1977; Stanley S., 1979). Концепции «недарвиновской» эволюции выдвигались и молекулярными генетиками (Оно С., 1973; Кимура М., 1985).

На пороге нового синтеза

В настоящее время в эволюционной биологии наметилась тенденция от противостояния к синтезу положений СТЭ с концепциями направленной эволюции и сальтационизма. Некоторые современные авторы считают, что они взаимно дополняют друг друга (Алексеев В. П., 1984). Остановимся на интереснейшем вопросе направленности эволюции.

Еще И. И. Шмальгаузен, анализируя наиболее общие пути адаптации организмов к внешним условиям, выделил три главных направления эволюционного процесса (Шмальгаузен И. И., 1969):

– *ароморфоз* – повышение уровня организации;

– *идиоадаптация* – выработка частных приспособлений;

– *общая дегенерация* – вторичное упрощение организации.

И. И. Шмальгаузен полностью стоял на позициях дарвинизма. Он стремился ответить на вопрос: *какими путями повышается приспособленность организмов в ходе филогенеза?* Хотя его теория представляла процесс эволюции в несколько упрощенном виде, она оказала большое влияние на разработку проблемы, особенно в нашей стране.

С точки зрения современной генетики, направленность развития определяется относительно небольшим числом регуляторных генов, выполняющих функции «переключателей». Такие гены контролируют срок тех или иных событий онтогенеза

либо определяют выбор возможных путей развития. Чем более раннюю стадию онтогенеза контролирует регуляторный ген, тем больший «каскад» взаимосвязанных процессов следует за ним, тем большего фенотипического эффекта можно ожидать в случае его мутации. Как уже говорилось выше, в случае появления жизнеспособного потомства возможны резкие филогенетические изменения в духе сальтационизма. Более того, регуляторные гены прежних функций могут долго сохраняться в геноме. В результате мутаций возможно восстановление старого типа развития. Так, несмотря на то что последние зубатые птицы вымерли более 60 млн лет назад, геномы птиц до сих пор содержат генетическую информацию, необходимую для морфогенеза зубов. Экспериментальным путем можно вызвать образование зубов у курицы (Рэфф Р., Кофмен Т., 1986).

Таким образом, эволюция – это, в первую очередь, изменения регуляторных генов. Предположение о ведущей роли в морфологической эволюции регуляторных, а не структурных генов было впервые выдвинуто по результатам работ группы А. Вильсона (Wilson E. et al., 1977). Но такой новый взгляд на эволюционный процесс заставляет признать обоснованными некоторые положения теорий «направленной» и «прерывистой» эволюции. СТЭ исходит из представлений о случайности мутаций. Однако не все эволюционисты согласны с этим. Закономерный характер эволюционных преобразований можно наблюдать в параллелизме многих ароморфозов. Классическими примерами служат проявления параллельных рядов форм разных групп млекопитающих на изолированных континентах, закон гомологичных рядов наследственной изменчивости растений Н. И. Вавилова (1887–1943).

Направленный характер эволюционных изменений может быть обусловлен сложностью взаимосвязи огромного количества составляющих, формирующих организм, который представляет собой целостную систему. Любые изменения системы обычно затрагивают все составляющие. Поэтому подавляющее большинство изменений для организма неприемлемо и сразу отсекается отбором, причем чем более специализирован вид, тем меньше у него возможностей для эволюционных изменений. Такая ограниченность и придает эволюции определенную направленность.

Вот что пишет ведущий российский специалист в области генетики развития Л. И. Корочкин: *«Процесс онтогенеза не случаен. Он протекает направленно от стадии к стадии… Отчего же эволюция должна основываться на случайных мутациях и идти неведомо куда?.. Просматривая внимательно различные*

эволюционные ряды, у представителей которых имеются сходные структурные образования, можно увидеть наличие как бы предопределенного, генетически „запрограммированного" в самой структуре ДНК филогенеза…» (Корочкин Л. И., 2002).

Возможно, эволюционная биология находится сейчас на пороге еще одного «нового синтеза».

5.6. Понятие прогресса в биологии

Согласно взглядам основоположника отечественной эволюционной морфологии А. Н. Северцева, наиболее общее направление эволюции – биологический прогресс, т. е. возрастание приспособленности потомков по сравнению с предками. Анализ направлений эволюции неизбежно приводит к вопросу: что служит критерием прогрессивности? Известен знаменитый парадокс Дж. Хаксли: *кто более прогрессивен – человек или туберкулезная бактерия, вызывающая его заболевание?* Дискуссии вокруг этого вопроса идут по сей день.

А. Н. Северцев выделил следующие критерии биологического прогресса: увеличение численности, расширение ареала, увеличение количества таксонов (Северцев А. Н., 1967). Данные критерии приложимы не к организму, а к определенным таксонам. Дж. Хаксли и Дж. Симпсон выделили другие критерии:

1) возрастание скорости метаболических процессов;

2) повышение эффективности размножения;

3) улучшение восприятия сигналов из внешней среды;

4) возрастание способности управлять средой и уменьшение зависимости от нее.

Однако все системы критериев только усиливали спор среди эволюционистов. Проблема прогресса – проблема исключительной сложности. Остановимся только на некоторых ее моментах.

Сам Дж. Хаксли отметил, что органическая эволюция сводится главным образом к развитию специализаций. ***Специализация*** – это повышение эффективности приспособления к определенному образу жизни. Но специализация всегда связана с необходимостью пожертвовать некоторыми органами или функциями, для того чтобы другие работали более эффективно, что ограничивает возможности будущих изменений. Поэтому эволюция часто заканчивается тупиком. Прогресс – это биологическое усовершенствование, оно не может заканчиваться тупиком (Huxley J., 1954).

Если отбросить антропоцентризм, у нас нет оснований особо выделять даже прогрессивное развитие ЦНС, которое можно считать частным случаем распространенного эволюционного явления – укрупнения и усложнения органов. Такая эволюция нередко заканчивалась вымиранием группы.

До сих пор нет единства в вопросе об эволюционных изменениях объема генетической информации. Увеличение числа генов неизбежно увеличивает мутационный генетический груз,

что накладывает ограничения на объем генетической информации. Некоторые авторы утверждают, что с информационной точки зрения все живые организмы равны. Данное фундаментальное единство получило свое выражение в знаменитом изречении Ж. Моно: *«Что верно для бактерии, то верно и для слона»* (Monod J., 1971). Другие авторы критикуют переоценку фактора морфологической сложности, указывая, что бактерия в крошечном объеме своей клетки осуществляет огромное число реакций, синтезируя с поразительной скоростью сложнейшие информационные макромолекулы. Наконец, с точки зрения последовательного дарвинизма, все организмы одинаково хорошо приспособлены к своей среде обитания – в этом смысле «высшие» и «низшие» одинаково совершенны. Таксон «Приматы» и род *Homo*, к которым принадлежит человек, ничем не выделяются в животном мире даже по стандартным критериям прогресса. «Парадоксам прогресса» посвящены сотни книг. Сложность темы – «живительный» источник креационизма.

Но есть и психологический момент этой проблемы. Многие авторы отмечают, что представления об эволюционном прогрессе были порождены аналогией с техническим прогрессом. Действительно, знания о мире, потребление энергии и технические возможности человека продолжают стремительно возрастать. Это породило один из мифов XX века – миф о безграничности технического прогресса.

В настоящее время мы живем в эпоху экспоненциального роста потребления энергии, что сопровождается точно такой же кривой увеличения количества отходов. Здание технического прогресса отбрасывает зловещую тень экологического кризиса. К тому же запасы энергии на Земле не бесконечны.

Не бесконечны и возможности нашего интеллекта. Сейчас является общепринятой точкой зрения, что объем знаний, которым реально обладает и пользуется средний человек, не возрастает на протяжении последних веков. Прогрессивное увеличение знаний человечества обеспечивается за счет стремительной специализации, пагубное влияние которой уже многократно отмечалось (Ортега-и-Гассет Х., 1997; Курчанов Н. А., 2000). Можно привести еще ряд примеров относительности понятия технического прогресса.

В конце XX века стало весьма популярным развенчание достижений научно-технического прогресса (Хорган Д., 2001). Подчеркивается их амбивалентный характер, порождение ими новых социальных проблем, приближение человечества к экологической катастрофе.

Этот раздел можно закончить словами эволюциониста В.

Гранта: *концепция прогресса в своей основе субъективна* (Грант В., 1980).

Глава 6. Биоразнообразие

Разнообразие живых существ ошеломляет каждого изучающего биологию. В XIX веке многие ученые считали, что зданиям ботаники и зоологии грозит опасность полностью развалиться под тяжестью накопленных фактов. Систематизацией этого разнообразия занимается специальная биологическая дисциплина – **систематика**.

6.1. Принципы систематики

Задача систематики – построение научно обоснованной системы (т. е. классификации) живых организмов. Для решения этой задачи в систематике используются достижения всех областей биологии (морфологии, анатомии, генетики, биохимии, эмбриологии, теории эволюции и др.), поэтому можно считать, что систематика – это самая «синтетическая» биологическая дисциплина.

Категории систематики

Хотя систематизацию накопленных знаний о природе человек проводил с древних времен, основателем научной систематики считается шведский ученый К. Линней (1707–1778). Именно ему принадлежит заслуга внедрения в биологию бинарной номенклатуры и таксономии. Свои положения он изложил в имеющем историческое значение труде «Система природы», впервые опубликованном в 1735 году. Линней сгруппировал все известные ему организмы (их было около 36 000) в стройную систему. С тех пор число изученных видов резко возросло, а система живых организмов радикально изменилась. Сейчас некоторые авторы считают, что число разных видов на Земле превышает 10 млн, учитывая, что большая часть микроорганизмов науке неизвестна.

Для систематизации столь огромного числа живых существ в биологии используются систематические категории, или **таксоны**. Они составляют свою иерархию соподчинения, в которой таксоны более низкого ранга входят в состав таксонов более высокого ранга. В настоящее время используются следующие основные таксоны:

1) царство;
2) тип;
3) класс;
4) отряд;
5) семейство;
6) род;
7) вид.

В случае необходимости применяются многочисленные дополнительные таксоны: подтип, надкласс, подотряд и др.

Сущность **бинарной номенклатуры** заключается в двойном наименовании всех живых организмов на латинском языке. Первое слово – родовое название, второе – видовое:

Homo sapiens – человек;
Viola rostata – фиалка;
Drosophila melanogaster – дрозофила;
Corvus corax – ворон;
Pantera tigris – тигр;
Pantera leo – лев.

На латинском языке обозначаются не только названия организмов, но и названия всех таксонов, например:

тип *Chordata*;
класс *Mammalia;*
отряд *Carnivora;*
семейство *Felidae* и т. д.

Латинский язык является международным биологическим языком, поэтому все биологические термины и названия понятны ученым всего мира.

Систематика и филогения

Если первые системы организмов были искусственными, т. е. основанными на произвольно выбранных признаках, то современная систематика строится на принципах филогении.

Филогения – это историческое развитие организмов. Графически филогения изображается в виде филогенетического древа, отражающего последовательность ветвлений, с учетом или без учета масштаба времени. Каждая линия этого древа символизирует существующий во времени таксон, который на схеме рассматривается как единое целое.

Подход к систематике, основанный на принципе филогении, получил название **кладизма**. Как уже говорилось выше, современная систематика стремится отражать филогению организмов, поэтому кладизм является основным подходом. Кладизм также имеет свои ограничения, поэтому реальная систематика не всегда строго выдерживает его положения. Достоверность этого метода возрастает с увеличением ранга исследуемого таксона и числа групп в нем. Необходимо отметить, что есть и другие подходы к систематике, однако они не получают поддержки в современной биологии.

В эволюционной систематике сложилась своя специфическая терминология, в которой принципиальное значение имеют понятия монофилии и полифилии.

Монофилия подразумевает наличие одного, общего для всех членов таксона, предка. Монофилия рассматривается в двух вариантах: голофилия и парафилия.

Голофилия подразумевает включение в таксон всех потомков

общего предка.

Парафилия допускает, что не все потомки общего предка могут быть включены в таксон.

Полифилия подразумевает, что в таксон не включен общий предок для всех членов таксона. Строго филогенетическая система не должна включать полифилических таксонов.

Автором первой «естественной» системы организмов, опирающейся на эволюционную теорию, считается выдающийся немецкий ученый-эволюционист Э. Геккель (1834–1919). Им же были предложены основные методы реконструкции филогении: сравнительно-морфологический, палеонтологический и сравнительно-эмбриологический. С точки зрения современной биологии не все положения «Геккелевской триады» обоснованы, а данные палеонтологии и эмбриологии следует рассматривать скорее внутри сравнительно-морфологического метода (Клюге Н. Ю., 1999). Современный механизм реконструкции филогенетического древа – кладистический анализ, был предложен немецким энтомологом В. Хеннигом (1913–1976).

Бурное развитие в 1970-е годы электронной микроскопии и молекулярной генетики радикально изменило методологию систематики. Все большее значение в ней стали приобретать молекулярно-генетические методы, одновременно уменьшался «удельный вес» морфологии. Возникает новое направление – **геносистематика**, основанное на анализе сходства нуклеотидного состава организмов, которое становится ведущим методом определения филогенетического родства. Этот метод также имеет свои ограничения, условно в нем принимается равновероятность мутаций. Поскольку в геномах всегда имеются локусы с разной частотой мутаций, метод более достоверен для консервативных участков. Большие споры вызывает анализ роли регуляторных генов в формировании филогенетического древа. Регуляторные гены контролируют деятельность структурных генов и способны по-разному влиять на скорость эволюции таксона.

В настоящее время за основу филогенетической системы часто принимается анализ молекул р-РНК, которые отличаются значительным консерватизмом и изменяются примерно с одинаковой скоростью у разных организмов.

6.2. Система живой природы

Систематика – это важнейший раздел биологии, без которого все остальные разделы оставались бы лишь описательными дисциплинами. Знания о строении, функциях и развитии живых организмов имеют прогностическую ценность только тогда, когда они отнесены к определенному таксону, а не вообще к «некоторым живым существам» (Клюге Н. Ю., 1999).

История взглядов на систему природы

Идея разделения всех живых существ на растения и животных принадлежит древнегреческому мыслителю Аристотелю. Эта идея оказалась исключительно «привлекательной» для последующих поколений. Пройдя через века, она была принята «отцом» систематики К. Линнеем, а затем сохранялась до середины XX века (а в популярной литературе сохраняется и до настоящего времени). Однако, несмотря на такой консерватизм, уже в XIX веке ряд биологов стали предлагать свои системы, не ограниченные двумя царствами. Третьим царством обычно являлись грибы или одноклеточные организмы (простейшие). Наиболее известна система Э. Геккеля, который в 1866 году выделил царство *Protista*, в которое он включил, кроме простейших, еще ряд примитивных многоклеточных животных. Эта идея опередила свое время и не получила должного признания других биологов. Зато прижился и сохранился до настоящего времени термин «протисты», под которым стали объединять простейших, водоросли и зооспоровые грибы.

В середине XX века широкую известность получила система Р. Уиттекера, предложенная в 1959 году и усовершенствованная в дальнейшем (Whittaker R., 1969). В этой системе организмы делились на пять царств: *бактерии, протисты, грибы, растения, животные*. Через 100 лет после Э. Геккеля царство протистов было, наконец, восстановлено. Система Р. Уиттекера стремилась покончить с неопределенностью, когда одни и те же организмы включались ботаниками в царство растений (так называемые водоросли), а зоологами – в царство животных (простейшие). Важным достижением этой системы было признание принципиальных различий между грибами и растениями. Однако сама система столкнулась со многими затруднениями из-за размытости границ между новыми царствами.

До «логического конца» систему Р. Уиттекера довела Л. Маргелис, выделив в царство протистов все одноклеточные

организмы (она назвала их «протокристами»). Царства грибов, растений и животных стали включать только многоклеточные организмы (Маргелис Л., 1983).

Хотя система пяти царств стала у биологов «почти классической», она не избежала критики. Известный эколог Ю. Одум выразил мнение многих специалистов, считая, что подобные системы являются не таксономическими, а функциональными (экологическими), так как основаны на типе питания и источнике энергии, что далеко не обязательно отражает филогенетическое родство (Одум Ю., 1986). В царстве протистов (особенно в его расширенных вариантах) фактически были собраны все организмы, которые «не укладывались» в характеристики многоклеточных растений, грибов или животных. Такое объединение изначально свидетельствовало о гетерогенном характере этого царства, не отражающем филогенетические связи, и заранее предполагало временный характер его существования. Состав царства протистов породил у систематиков ходовое определение «свалка» (Маргелис Л., 1983).

Развитие в 1970-е годы цитологических, биохимических и молекулярно-генетических методов, о которых уже говорилось выше, необычайно расширило наши представления об ультраструктуре клеток различных организмов. Выяснилось, что мир живых существ более разнообразен, чем предполагалось ранее. В основу новой систематики легли не морфологические различия, а фундаментальные принципы организации генетического материала, биохимического состава и ультраструктуры клетки.

В рамках традиционной систематики выделилась и приобрела особую популярность систематика высших таксонов (от типа до «империи») – **мегасистематика**.

Прокариоты и эукариоты

Известно, что всем «настоящим» живым организмам свойственна клеточная форма организации. Именно на уровне клетки и были выявлены фундаментальные различия в системе живых организмов, в результате чего их разделили на две группы («империи») – **прокариоты и эукариоты**. Впервые такое разделение было предложено в исторической работе французского протистолога Э. Шаттона в 1925 году. Однако окончательно оно было признано только во второй половине XX века, благодаря возможностям электронной микроскопии.

Прокариотические организмы, куда отнесли различные бактерии, несомненно, являются древнейшими на Земле. Клетка

прокариот не содержит ядра и других мембранных структур. Генетический материал представлен **хромонемой** – кольцевой молекулой ДНК, не связанной с белками. Цитоплазма не содержит типичных органоидов, за исключением *рибосом (70S)*, отличных от рибосом эукариот.

Подавляющее большинство бактерий – гетеротрофы (сапрофиты или паразиты), однако среди них можно наблюдать все типы питания, известные в природе: хемоавтотрофный, фотоавтотрофный, фотогетеротрофный. Форма бактерий разнообразна: *кокки* (шаровидные), *бациллы* (палочковидные), *вибрионы* (изогнутые), *спириллы* (спиралевидные). Несмотря на микроскопические размеры, на биомассу бактерий приходится более половины биомассы Земли.

Размер бактериальной клетки составляет обычно всего 1–10 мкм. Еще меньшие размеры (0,2–0,3 мкм) имеют представители особой группы бактерий – *микоплазмы*, которые можно рассматривать как наименьшие и простейшие клетки. Именно по этой причине они оказались в фокусе внимания ученых, исследующих вопросы возникновения жизни. Уникальной особенностью микоплазм является отличие их генетического кода (сходного с кодом митохондрий) от универсального. Другая особенность микоплазм – отсутствие клеточной стенки. Несмотря на чрезвычайно простое строение, многие ученые не считают их родственниками первичных организмов, а рассматривают как дегенерировавшие формы. Высказывалась даже такая экзотическая гипотеза, как происхождение микоплазм от митохондрий. В настоящее время место микоплазм в филогенетической системе не ясно.

Клетка эукариотического организма имеет **ядро**, отграниченное от цитоплазмы мембраной. Мембраны окружают также саму клетку и так называемые мембранные органоиды: *эндоплазматическую сеть, аппарат Гольджи, лизосомы, митохондрии, пластиды*. Все мембраны построены по единой схеме, хотя могут различаться деталями строения. Они разделяют клетку на обособленные участки – **компартменты**, в которых возможно протекание независимых биохимических процессов. Ядро также можно рассматривать как отдельный компартмент. В настоящее время сложилось представление о наличии ***единой мембранной системы клетки***.

Цитоплазма эукариотической клетки имеет сложный *цитоскелет*, который упорядочивает размещение клеточных компонентов. Органоиды цитоплазмы выполняют специфические функции, осуществляя все многообразие биохимических процессов. Важнейший процесс – синтез белка – происходит на

эукариотических *рибосомах (80S)*.

Генетический материал эукариот локализован в особых структурах – **хромосомах**, находящихся в ядре. Структура хромосом кратко рассматривалась нами ранее. Высокий уровень организации эукариот (по сравнению с прокариотами) обусловливает сложность информационной системы эукариотической клетки.

Хромосомная организация генетического материала, наличие ядра, специфических органоидов и принцип компартментализации являются важнейшими особенностями эукариотической клетки.

Однако мегасистематику ждали поистине революционные открытия. Одним из крупнейших событий в биологии стало выяснение отличий архебактерий от других прокариот в 1977 году (Woese C. [et al.], 1978). Некоторые авторы сравнивают это достижение с ***открытием нового континента на Земле*** (Кусакин О. Г., Дроздов А. Л., 1994).

Архебактерии сохранили в большей степени признаки организации первичных организмов. Живут они в самых «неподходящих» для жизни местах – сточных водах, горячих и кислых источниках, желудке жвачных животных, соленых источниках и др. Среди архебактерий имеется группа метанобактерий, деятельность которых является причиной образования природного газа.

Молекулярно-генетический анализ р-РНК выявил их отличие как от эукариот, так и от эубактерий. Позднее были показаны принципиальные особенности архебактерий по структуре клеточной стенки, т-РНК, РНК-полимераз и другим компонентам. На основании этого многие специалисты принимают разделение органического мира изначально на три ствола (империи): *Archae* (археи), *Bacteria* (бактерии), *Eucarya* (эукариоты). В этом случае термин «прокариоты» теряет таксономический смысл и становится термином, определяющим только структурную организацию клетки.

Однако не все систематики согласны с таким подходом. Отмечаются общие характеристики архебактерий и эубактерий: организация генетического материала, строение жгутиков, сходства в биохимическом составе. Поэтому некоторые авторы, рассматривая архебактерии и эубактерии как самостоятельные прокариотические царства, придерживаются традиционного деления живых существ Земли на две «империи»: прокариот и эукариот.

Положение вирусов в системе живой природы

Спорным на протяжении истории биологии является положение в мегасистеме вирусов. Одни авторы считают вирусы особой «неклеточной» формой жизни, другие – что их нельзя относить к живым организмам в полном понимании этого слова, поскольку вирусы не способны самостоятельно расти и размножаться. Авторы теории «автопоэза» У. Матурана и Ф. Варела, анализируя вирусы с позиций системного подхода, считают, что определяющим критерием жизни является наличие физической оболочки, ограничивающей метаболические процессы. Вирусы, не обладая собственным метаболизмом, за пределами живой клетки представляют собой просто молекулярные структуры (Maturana U., Varela F., 1980).

Не вдаваясь в детали долгого спора: «существо или вещество», – отметим, что, несмотря на простое строение, вирусы произошли после возникновения клетки.

Предполагается, что вирусы образовались около 3 млрд лет назад из фрагментов генетического материала клеточных организмов. Эти фрагменты приобрели способность синтезировать белковую оболочку и реплицироваться при использовании систем синтеза клетки-хозяина. Вероятно, вирусы возникали неоднократно в ходе эволюции, причем от разных групп организмов и в разное время. Возможно, крупные вирусы представляют собой сильно дегенерировавшие клетки, которые в ходе приспособления к паразитизму утратили все, кроме своего наследственного аппарата.

В общем виде строение вируса можно представить в виде нуклеиновой кислоты (ДНК или РНК), окруженной белковой оболочкой. Размер вируса колеблется в диапазоне 15–300 нм. В настоящее время вирусам придается большая роль в эволюционном процессе, благодаря их способности воздействовать на геном других организмов. Более подробно механизм функционирования вирусов рассматривается в курсе генетики (Курчанов Н. А., 2006).

Классификация вирусов в значительной мере умозрительна. Существует Международный комитет по таксономии вирусов, в задачу которого входит создание универсальной системы. Но в настоящее время нет оснований признавать за вирусами общее происхождение. Поскольку классификация живых организмов должна отражать их филогению, мы не можем считать вирусы единой группой.

Необычность биологии и происхождения ставит вирусы особняком в системе органического мира. Подавляющее большинство авторов в своих филогенетических системах их вообще не рассматривают.

Мегасистема эукариот

Молекулярно-генетические подходы полностью изменили 4-царственную мегасистему эукариот. Подтвердилось мнение о сборном характере царства протистов: у них были обнаружены самые разнообразные типы структуры и функции клеток (распределение генетического материала, виды митоза и мейоза, варианты клеточных органелл, типы питания и локомоции). Различия между разными протистами на клеточном уровне оказались даже более глубокими, чем между царствами многоклеточных животных. Понятие «протисты» потеряло таксономический смысл, оставаясь сборным нарицательным понятием для одноклеточных организмов и организмов «дотканевого» уровня.

Внутри группы протистов Природа создала разные варианты клеточного уровня организации. У некоторых одноклеточных организмов клетка достигла исключительно высокого уровня сложности, со структурами, аналогичными органам многоклеточных. Именно среди царства протистов независимо возникла многоклеточность у хорошо известных нам растений, грибов и животных. Эволюция эукариот происходила отнюдь не по прямой линии от одноклеточности к многоклеточности. Многоклеточность – это один из вариантов эволюции протистов.

Базируясь на новых данных, начиная с 1970-х годов, стали появляться многоцарственные системы. В потоке работ различные варианты мегасистем перекраивались с калейдоскопической быстротой. В большинстве систем резко возросло число царств, что вызвало растерянность самих систематиков. Они резонно считали, что системы, где число царств измеряется десятками, девальвируют категорию «царство».

Во всех новых системах «классические» царства многоклеточных организмов (грибы, растения, животные) оставались, хотя и с несколько разным «наполнением». Другая группа организмов, единодушно отграничиваемая систематиками от остальных эукариот на основании общих ультраструктурных признаков, включала разнообразных протистов, как гетеротрофов, так и фотоавтотрофов с *хлорофиллом* С. Т. Кавалье-Смит, который много лет является одним из лидеров в области мегасистематики, выделил эту группу в особое царство *Chromista*.

Состав пигментов является важным таксономическим признаком в систематике. Весьма разнообразен и фотосинтетический аппарат различных эукариот, у которых выявлено 6 типов хлоропластов, окруженных 2–4 мембранами. Из-за высокого содержания каротиноидов у фотосинтезирующих

«хромистов» преобладает желтый и бурый цвет окраски, заглушая зеленый цвет хлорофиллов. Примером могут служить бурые водоросли (тип *Phaeophyta*) – самые крупные и сложно организованные протисты. Такие их представители, как *Laminaria*, имеют многоклеточные структуры, аналогичные органам высших растений. Многие «хромисты»-гетеротрофы потеряли способность к фотосинтезу вторично. Потеря различных органелл в ходе эволюции эукариот не является редкостью.

Дробление протистов на самостоятельные царства не стабилизировало систему эукариот. Спорные критерии выделения царств не привели к единству взглядов систематиков. Даже в 18-царственной системе К. Лидейла некоторые царства оказались полифиличны, а значит требовали дальнейшего деления (Leedale C., 1974).

В 1990-е годы совершенствовались молекулярно-генетические методы анализа, повысилась их надежность. В настоящее время наметился синтез, а главное – лучшая совместимость молекулярно-генетических и морфологических показателей систематики. Вследствие выяснения филогенетических связей формируются новые группировки. Наблюдается процесс объединения некоторых протистов с многоклеточными. Как называть новые группировки? Как быть со старыми, привычными названиями животных, грибов и растений? Сколько крупнейших группировок в природе?

В своей давней работе Т. Кавалье-Смит, ставя вопрос о числе царств в природе, в названии статьи останавливается на числе 9 (Cavalier-Smith T., 1981), а почти четверть века спустя сокращает его до шести (Cavalier-Smith T., 2004). Его последняя система демонстрирует желание автора ограничить число царств, сохранить их традиционные названия.

Однако далеко не все систематики согласны с этой версией. Международный комитет протистологов предлагает другую систему, в которой фигурируют другие группировки. Проблематично и сохранение старых названий в новых таксонах.

Что можно сказать о современной тенденции в систематике эукариот? Большинство специалистов выделяют сейчас по результатам молекулярно-генетических исследований 5–8 крупнейших группировок, которые должны будут составить таксоны высшего порядка в новой системе (Карпов С. А., 2005), причем многоклеточные теперь представлены отдельными веточками на «могучем» эволюционном древе протистов. Животные и грибы могут оказаться в одном таксоне в новой системе, демонстрируя относительную близость молекулярной филогении. Не вызывает никаких возражений объединение тех

представителей протистов и многоклеточных, у которых просматриваются четкие филогенетические связи, например, зеленых водорослей и наземных растений, хитридиевых и многоклеточных грибов.

Как будет выглядеть система живых организмов в будущем? Возможно, она будет совсем непривычна для нас. Выделенные крупнейшие подразделения ныне включают довольно большое количество хорошо обособленных групп. Какой ранг им присвоить? Как быть с терминологией? Названия новых групп знакомы лишь специалистам-протистологам. Привычные названия, которые прошли через всю историю человека (растения, грибы, животные), резко понизились в систематическом ранге. Все это должно весьма затруднить внедрение новой мегасистемы в образование. Не будем гадать. Филогения эукариот развивается сейчас столь стремительно, что любая система пока недолговечна.

6.3. Строение и происхождение эукариотической клетки

Нет сомнения, что первые организмы на Земле имели прокариотическую организацию клетки. Как же возникли эукариоты? Существуют две версии на этот счет. ***Теория симбиогенеза*** предполагает, что эукариотическая клетка возникла вследствие симбиоза различных прокариотических клеток. ***Автогенетическая теория*** предполагает эндогенную компартментализацию протоклетки. В настоящее время большинство ученых поддерживают теорию симбиогенеза, которую мы подробнее рассмотрим ниже.

Структура эукариотической клетки

Эукариотическая клетка включает в себя четыре взаимосвязанных отдела: плазматическую мембрану, цитоплазму, органоиды, ядро.

Плазматической мембраной (или **плазмалеммой**) называют мембрану, окружающую клетку и отделяющую содержимое клетки от внешней среды. Согласно ***жидкостно-мозаичной*** модели, основу плазматической мембраны составляет двойной слой молекул липидов, в который особым образом встроены молекулы различных белков.

В **цитоплазме** различают внутреннюю среду (гиалоплазму) и цитоскелет. **Цитоскелет** представлен нитевидными белковыми комплексами – филаментами. В эукариотических клетках выделяют три системы филаментов: *микрофиламенты, микротрубочки* и *промежуточные филаменты*. Поскольку структура и функции клетки подробно изучаются в курсе цитологии, мы будем останавливаться только на некоторых структурах, касающихся темы раздела. В цитоскелете такой структурой являются микротрубочки.

Микротрубочки представляют собой полые цилиндры, образованные белком *тубулином*. Они могут находиться в цитоплазме, не образуя определенных структур, могут формировать временные образования (*веретено деления*), могут входить в состав постоянных клеточных структур. Эти структуры бывают двух видов. Центриоли клеточного центра, кинетосомы ресничек и жгутиков образованы девятью триплетами микротрубочек – *(9+0) – структуры*, а сами реснички и жгутики образованы девятью дублетами микротрубочек и центральной

парой – *(9+2)* – *структуры*. Микротрубочки митотического веретена деления являются очень динамичными структурами – в клетке постоянно происходит их сборка и разборка. Центриоли, жгутики, реснички, наоборот, стабильны.

В происхождении и функционировании микротрубочек и их структур много неясного. Чтобы отличить жгутики и реснички эукариот (имеющие одинаковое строение) от жгутиков бактерий (имеющих принципиально другое строение), для первых предложен общий термин – *ундулиподии*.

Важнейшей структурой эукариот является **ядро** – место хранения генетической информации. Эта информация локализована на хромосомах – сложных ДНК-белковых образованиях, способных к структурным модификациям во время клеточного цикла.

В цитоплазме эукариотической клетки расположены **органоиды**, имеющие плазматическую мембрану: *эндоплазматическая сеть (ЭПС), аппарат Гольджи, лизосомы, митохондрии*, а у фотосинтезирующих организмов – *пластиды*. В этих органоидах, отсутствующих у прокариот, происходят специфические биохимические процессы, благодаря компартментализации клетки, о чем говорилось выше. На мембранах *гранулярной ЭПС* расположены *рибосомы*, что позволяет совместить синтез белка с его транспортировкой.

Из мембранных органоидов своей специфичностью выделяются митохондрии и пластиды.

Митохондрии

В митохондриях проходят аэробные процессы биологического окисления. Они встречаются почти во всех клетках эукариот, за исключением некоторых паразитических протистов. Это одни из самых крупных органоидов клетки длиной до 7–10 мкм. Форма митохондрий может быть самой разнообразной, в зависимости от систематической группы и типа ткани. В большом диапазоне варьируется и число митохондрий, особенно у протистов. В некоторых клетках млекопитающих оно достигает 1000.

План строения митохондрий общий для всех эукариот. Митохондрии окружены двумя мембранами, между которыми имеется межмембранное пространство. Наружная и внутренняя мембраны значительно различаются между собой. Наружная мембрана проницаема для ионов, бедна ферментами, стабильна по форме. Внутренняя мембрана почти непроницаема для ионов, содержит ферментативные комплексы, лабильна по форме и образует выросты – *кристы*.

Внутреннее содержимое митохондрий – *матрикс* – имеет сложный биохимический состав. Помимо аминокислот, ферментов, различных включений, в матриксе находятся митохондриальная ДНК (mi-ДНК) и все виды РНК (и-РНК, р-РНК, т-РНК). Имея собственные ДНК и рибосомы, митохондрии осуществляют собственный синтез белка (обычно 25–125 белков).

Пластиды

Фотосинтезирующие автотрофные организмы (растения и некоторые протисты) имеют свои характерные органоиды клетки – пластиды. Их форма, размеры и окраска весьма разнообразны. Классифицируют пластиды по наличию в них тех или иных пигментов. У растений различают пластиды трех видов: хлоропласты, хромопласты и лейкопласты. Размер пластид составляет 4–6 мкм. Возможно взаимопревращение разных видов пластид. Наиболее законченную структуру и основное функциональное значение в жизни клетки имеют хлоропласты.

Хлоропласты – носители основного пигмента фотосинтеза *хлорофилла*, который маскирует присутствие *каротиноидов*. Общий план строения хлоропластов различается у разных организмов. У растений они окружены двумя мембранами (наружной и внутренней), которые ограничивают внутреннюю среду хлоропласта – *строму*. У протистов встречается от двух до четырех мембран. В строме имеется своя мембранная система – **система тилакоидов**. В мембранах тилакоидов локализованы фотосинтезирующие пигменты и переносчики электронов, осуществляющие ключевые процессы фотосинтеза. Тилакоиды находятся в строме либо поодиночке, либо собираются в стопки, формируя *граны*. Число тилакоидов в гранах может сильно варьироваться.

В строме хлоропластов находятся ферменты цикла Кальвина и происходит темновая фаза фотосинтеза. Здесь же откладывается крахмал.

Как и митохондрии, хлоропласты имеют собственную генетическую и белоксинтезирующую системы – ДНК, все виды РНК (и-РНК, т-РНК, р-РНК) и рибосомы, синтезируя 100–130 собственных белков.

Как и другие виды пластид, хлоропласты происходят от предшественников пластид из образовательных тканей – *пропластид*, лишенных пигментов. Если структура пропластид сохраняется в зрелых клетках, образуются **лейкопласты**. В лейкопластах запасаются питательные вещества – белки, липиды, углеводы. **Хромопласты** имеют пигменты желтого и оранжевого

цвета – *каротиноиды*, которые становятся видимыми после разрушения хлорофилла. Хромопласты определяют окраску плодов растений. Их можно представить как дегенерирующий хлоропласт. Все виды пластид генетически связаны между собой, а процесс их взаимопревращений можно представить как ряд изменений, идущих в одном направлении – от пропластид до хромопластов.

Несмотря на наличие собственных генетических систем, большая часть белков, митохондрий и хлоропластов синтезируются в ядре клетки. Поэтому они получили названия ***полуавтономные структуры***.

Теория симбиотического происхождения эукариотической клетки

Кольцевая структура ДНК, структура рибосом и ряд биохимических особенностей, общие у прокариот, митохондрий и пластид, послужили доводом теории **симбиотического происхождения эукариотической клетки**, предложенной Л. Маргелис. Эта теория объясняет возникновение митохондрий, пластид и микротрубочек интеграцией эукариотической клеткой определенных прокариот. Хлоропласты, вероятно, произошли от разных *фотобактерий*. На роль предшественников митохондрий «выдвигаются» *пурпурные несерные бактерии*, микротрубочек – *спирохеты* (Маргелис Л., 1983).

Отвергнутая первоначально большинством ученых, гипотеза Л. Маргелис в настоящее время находит широкую поддержку относительно возникновения митохондрий и пластид. Теория симбиотического происхождения микротрубочек не разделяется другими авторами. В отличие от полуавтономных структур, не обнаружена особая «центриолярная» ДНК, хотя равномерное распределение структур микротрубочек при делении может свидетельствовать об их генетической автономности. Объяснение, предлагаемое Л. Маргелис, заключается в полной интеграции ДНК спирохет-симбионтов с ДНК хромосом, за исключением кинетохора, который она относит к системе ундулиподий (а не хромосом).

Анализ этой проблемы представляет большой общетеоретический интерес.

6.4. Многоклеточные организмы

Многоклеточные организмы обычно ассоциируются в массовом сознании с понятием «живая природа». Именно они формируют «флору» и «фауну» Земли. Как уже говорилось выше, многоклеточные представляют собой несколько независимых направлений эволюции на древе эукариот. Три их основные группы до недавнего времени формировали три самостоятельных царства: растения, грибы, животные. В настоящее время таксономический статус этих групп пока не ясен, поэтому рассмотрим их без названий таксона.

Растения

Растения – это многоклеточные организмы с фотоавтотрофным типом питания. Запасное питательное вещество – *крахмал*. Для жизненных циклов характерно чередование поколений с разным соотношением диплоидного (спорофит) и гаплоидного (гаметофит) поколений.

Особенности растительной клетки: наличие специальных органоидов пластид и клеточной оболочки из целлюлозы поверх плазмолеммы. Клетки не имеют центриолей. До 90 % объема клетки занимает особая структура – **вакуоль**, покрытая мембраной – **тонопластом**.

В настоящее время не вызывает сомнения происхождение наземных растений от зеленых водорослей, с которыми они имеют много общего и сейчас практически во всех системах входят в одно царство. Объединение растений с красными водорослями находит поддержку не у всех систематиков. Сами наземные растения имеют две независимые линии эволюции и происхождения.

Bryophyta – мхи – лишены проводящей системы, доминирующее поколение – *гаметофит* (гаплоидное).

Tracheophyta – сосудистые растения – с проводящей системой, представленной ксилемой и флоэмой, доминирующее поколение – *спорофит* (диплоидное). Высшие представители сосудистых растений имеют *семя* – зародыш с запасом питательных веществ. Сосудистые образуют многочисленные отделы вымерших и ныне живущих растений.

По старой традиции в ботанике принято типы называть отделами, а отряды – порядками, что создает определенные неудобства и мешает унификации таксономии.

Пересмотр традиционных взглядов коснулся и систематики

высших растений, что привело к разделению сборного отдела «голосеменные» на самостоятельные отделы, эволюционно весьма далекие друг от друга. Учитывая это изменение, можно выделить следующие отделы современных сосудистых растений.

Систематика Tracheophyta:

1) *Lycophyta* – плауны;
2) *Sphenophyta* – хвощи;
3) *Pterophyta* – папоротники;
4) *Cycadophyta* – саговники;
5) *Ginkgophyta* – гинкговые;
6) *Gnetophyta* – гнетовые;
7) *Coniferophyta* – хвойные;
8) *Anthophyta* – покрытосеменные (или цветковые).

Исключительный интерес представляет флора каменноугольного периода (360–280 млн лет назад), представленная гигантскими хвощами, плаунами, папоротниками. В мезозойскую эру господствовали различные «голосеменные».

Более половины видового разнообразия современных растений составляют цветковые. Наличие цветка и плода позволило им занять лидирующее положение в растительном мире (рис. 6.1).

Рис. 6.1. Растительный биоценоз

Грибы

Неподвижные организмы с гетеротрофным способом питания. Запасное питательное вещество – гликоген. Для жизненных циклов характерно сложное чередование поколений (гаплоидного и диплоидного) и различных способов размножения (вегетативного, бесполого и полового). Вегетативное тело высших грибов представлено **мицелием**, состоящим из ветвящихся нитей – **гиф**. Плотные сплетения гиф образуют особые структуры – плодовые тела, где происходит процесс образования спор. Царство грибов объединяет более 100 тыс. видов, широко распространенных на Земле.

Особенностями клетки грибов являются наличие специфической оболочки, в состав которой входят хитин, пигменты и другие вещества, а также отсутствие ресничек, жгутиков, центриолей. Обычно клетка имеет центральную вакуоль. Митотическое деление клетки протекает со значительными отличиями от других эукариот. Клетки некоторых грибов имеют несколько ядер. Разные группы грибов имеют свои специфические клеточные структуры.

Свое происхождение грибы ведут, вероятно, от *хитридиевых*. В последнее время с грибами сближают также *микроспоридий* – внутриклеточных паразитов, которых раньше часто рассматривали как наиболее примитивных эукариот. Их строение – следствие эволюционного упрощения организации вследствие паразитизма. Микроспоридии паразитируют в организме почти всех животных. Большинство их еще не открыто, и некоторые ученые считают, что общее число видов микроспоридий в природе превышает миллион.

Царство грибов разделяется на ряд типов, из которых выделим три. Тип *Zygomycota* – зигомицеты. В основном плесневые грибы со сложным циклом развития. Многие виды вырабатывают антибиотики.

Тип *Ascomycota* – аскомицеты. Название происходит от названия спорангия в виде сумки (аск), где образуются аскоспоры. В основном представлены многоклеточными формами, но одна группа – *дрожжи* – вторично эволюционировала в одноклеточные формы.

Тип *Basidiomycota* – базидиомицеты. Типичные шляпочные грибы (рис. 6.2). В процессе развития на мицелии формируются органы спороношения – плодовые тела, состоящие из ножки и шляпки. Споры образуются в особых органах – *базидиях*. Часто мицелий оплетает корни определенного растения, проникает в их клетки и формирует симбиотическую структуру – микоризу.

Микориза обнаружена у большинства растений.

Рис. 6.2. Шампиньоны

Животные

Для животных характерен гетеротрофный тип питания. Запасное питательное вещество – гликоген. В размножении преобладает половой процесс. Важнейшей чертой организации животных является дифференциация клеток и формирование тканей, специализированных на выполнении определенных функций. Разные ткани формируют разные органы, а органы – системы органов. Для координации их деятельности в процессе эволюции образовались регуляторные системы – *нервная* и *эндокринная*. Благодаря контролю деятельности всех систем многоклеточный организм работает как единое целое. Развитие сложного многоклеточного организма из одной клетки – зиготы – привело к появлению сложного процесса индивидуального развития – онтогенеза. Уровень сложности и дифференцировки у клеток животных выше, чем у других групп. Клетки животных не имеют пластид и клеточной оболочки.

Поразительно морфологическое разнообразие животных, знакомое каждому. Однако, несмотря на такое разнообразие, давно отмечено, что общий план строения клетки сходен у всех животных *«от медузы до кита»* (Dillon L., 1962). Это служит весомым доказательством единства их происхождения.

Весьма удивительно, что о происхождении, казалось бы, наиболее изученной группы организмов известно крайне мало. Возможными предками животных считают воротничковых жгутиконосцев (*Choanomonada*), которые сейчас обычно группируются с ними в один таксон (Карпов С. А., 2005). Спорным остается положение губок и других примитивных групп, которых многие авторы выводят из разряда «настоящих» животных (*Animalia*).

Насчитывается около 2 млн видов животных, которые группируются в 20–30 (по разным классификациям) типов. Эти типы формируют группы надтипового ранга, отражающие их филогенетические связи (табл. 6.1).

Подавляющее большинство «настоящих» многоклеточных животных относятся к билатерально-симметричным. В их классификации ключевое значение приобретает такое понятие, как **полость тела** – пространство между стенкой тела и кишечником. Все виды полостей тела выполняют опорную функцию и обеспечивают свободное расположение органов.

Наиболее высокоорганизованные животные имеют вторичную полость тела, или **целом**. К нецеломическим животным относятся червеобразные организмы (10–14 типов), в систематике которых много неясного. Среди них много паразитических видов.

Таблица 6.1. **Надтиповые группировки животных**

Радиально-симметричные (через тело можно провести сколь угодно осей симметрии)	Билатерально-симметричные (через тело можно провести только одну ось симметрии)		
	Бесполостные	Первично-полостные	Вторично-полостные
Тип *Cnidaria* – кишечнополостные Тип *Ctenophora* — гребневики	Полость тела заполнена рыхлой массой клеток (паренхимой), т. е. отсутствует	Полость тела первичная, т. е. не имеет собственных клеточных стенок, являясь остатком полости бластулы	Полость тела вторичная, т. е. имеет собственные клеточные стенки (целомический эпителий)

Целомические животные делятся на две большие группы, в зависимости от дальнейшей судьбы в онтогенезе первичного отверстия зародыша на стадии бластулы – **бластопора** (табл. 6.2).

Таблица 6.2. **Система целомических животных**

Первичноротые	Вторичноротые
Бластопор формирует ротовое отверстие у взрослого организма. Включает 10–12 типов. Основные из них: *Annelida* — кольчатые черви *Arthropoda* — членистоногие *Mollusca* — моллюски	Бластопор формирует анальное отверстие, а ротовое отверстие закладывается вторично в виде эктодермального кармана. Включает 5—7 типов. Основные из них: *Echinodermata* — иглокожие *Pogonophora* — погонофоры *Hemichordata* — полухордовые *Chordata* — хордовые

Анализируя систему царства животных, необходимо отметить, что ряд малочисленных типов (обычно имеющих долгую филогенетическую историю) систематики затрудняются отнести к какой-либо группе, вследствие мозаичности признаков.

В новых системах, построенных на принципах молекулярной филогении, животные (*Animalia*) входят в одну группу (*Opisthokonta*) с грибами, «ненастоящими» многоклеточными типа губок, *Choanomonada* и некоторыми бывшими протистами. Предполагается, что все они произошли от одножгутиковых форм. Это одна из крупнейших и наиболее четко очерченных группировок новой классификации.

Членистоногие и хордовые

В системе животных, несмотря на относительность понятия прогресса, часто выделяют две вершины эволюционного развития. Это класс *насекомых* в типе членистоногих и класс *млекопитающих* в типе хордовых.

Членистоногие – самый многочисленный тип животного мира. Среди беспозвоночных это наиболее высокоорганизованные животные. В процессе эволюции членистоногие приобрели ряд ароморфозов, что позволило им приспособиться к самым различным условиям существования. Членистоногие делятся на 14 классов (включая вымерших), половину из которых составляют различные «многоножки». Основные классы членистоногих:

1) *Crustacea* – ракообразные;
2) *Arachnida* – паукообразные;
3) *Insecta* – насекомые.

Насекомые включают в себя более 1,5 млн видов, объединенных примерно в 30 отрядов. Они имеют наиболее сложную среди беспозвоночных нервную систему, которая обусловливает их поведение (рис. 6.3). У некоторых насекомых формируется сложная социальная организация.

Рис. 6.3. Насекомые – вершина эволюции в мире беспозвоночных

Хордовые наряду с ланцетниками и оболочниками (специализированными морскими животными) включают в качестве подтипа **позвоночных**. Происхождение позвоночных до конца не понятно. Возможно, они берут свое начало от неотенических личинок древних оболочников.

Позвоночные являются предметом долгого изучения человеком. Благодаря внутреннему костному скелету они лучше других типов представлены в палеонтологической летописи Земли. Поэтому может показаться странным, что систематика позвоночных до сих пор вызывает разногласия специалистов (табл. 6.3).

Таблица 6.3. **Систематика позвоночных животных**

Бесчелюстные	Челюстноротые	
	Надкласс *Pisces* — рыбы	Надкласс *Tetrapoda* — четвероногие
Небольшая, обособленная, очень древняя группа. Из современных представителей остались только миноги и миксины. Однако имеется много вымерших групп	Систематики выделяют от 2 до 6 классов рыб, но единого мнения не сформировалось. Часто современные рыбы делятся на два класса: 1. *Chondrichthyes* — хрящевые рыбы. 2. *Osteichthyes* — костные рыбы. Ряд классов формируют вымершие виды — так называемые панцирные рыбы	Классификацию четвероногих можно представить в следующем виде: 1. *Amphibia* — амфибии. 2. *Anapsida* — анапсиды. 3. *Diapsida* — диапсиды. 4. *Synapsida* — зверообразные. 5. *Aves* — птицы. 6. *Mammalia* — млекопитающие. В каждом классе известно большое число вымерших видов

В надклассе рыб (рис. 6.4) мы в очередной раз сталкиваемся с явлением конвергенции в эволюции. В результате сходных условий существования рыбы приобрели много общих черт, однако представляют собой ряд групп независимого происхождения. Эпохальным событием в эволюции был выход позвоночных на сушу, который совершили рыбы, как предполагают, в девонский период.

Рис. 6.4. Рыбы отличаются исключительным многообразием

Система четвероногих в последнее время претерпела существенные изменения. Некогда единый класс рептилий разбит

на три независимых класса. К классу *Anapsida* относятся вымершие котилозавры и все черепахи. К классу *Diapsida* принадлежат остальные «настоящие» пресмыкающие, включая огромное число вымерших форм. Особенно широко известны среди них динозавры, близкими родственниками которых являются крокодилы (рис. 6.5). Класс *Synapsida* – это полностью вымершая группа, от которой ведут свое происхождение млекопитающие. Возможно, высшие ее представители уже были теплокровными.

Рис. 6.5. Современные крокодилы – ближайшие родственники динозавров

Некоторые зоологи призывают в настоящее время к ревизии класса земноводных, выдвигая независимое происхождение хвостатых и бесхвостых амфибий.

Исключительное многообразие форм, окраски, размеров наблюдается у представителей класса птиц – подлинного чуда природы (рис. 6.6).

Рис. 6.6. Прекрасен и разнообразен мир птиц

Рис. 6.7. Млекопитающие – вершина эволюции

У представителей класса млекопитающих мозг достиг величайшего уровня сложности организации (рис. 6.7). К этому классу принадлежит и человек.

Глава 7. Место человека в системе живой природы

Положение человека в системе живой природы отражает его долгий путь эволюции. Это положение мы начнем рассматривать с характеристики класса млекопитающих, к которому принадлежит человек.

7.1. Характеристика и систематика млекопитающих

Млекопитающие – это гомотермные животные с исключительно высоким уровнем интенсивности обмена веществ, для которых характерно вскармливание новорожденных детенышей молоком. Их кожа покрыта волосами и имеет многочисленные железы. Легкие имеют альвеолярную структуру. Полость тела разделена диафрагмой на грудной и брюшной отделы, что обеспечивает дополнительную эффективность дыхания. Сердце 4-камерное, с полным разделением артериального и венозного кровообращения. Важной особенностью млекопитающих является крупный головной мозг у большинства представителей, который обеспечивает наиболее сложное в природе поведение.

Свое происхождение млекопитающие ведут от группы зверообразных, которых ранее относили к пресмыкающимся, а теперь выделяют в отдельный класс (*Synapsida*). Их прогрессивные формы, вероятно, уже имели волосяной покров и были теплокровными.

Полная система млекопитающих включает большое количество вымерших таксонов. Их сложное филогенетическое древо имеет множество дополнительных категорий (инфракласс, когорта, надотряд). Не углубляясь в эту область, вызывающую споры даже у специалистов, отметим, что в настоящее время осталось только две группы примитивных млекопитающих: яйцекладущие (*подкласс* Прототерии) и сумчатые (*инфракласс* Метатерии). Подавляющее большинство ныне живущих млекопитающих относятся к *инфраклассу Placentalia* (Плацентарные). Их характерной особенностью является прохождение значительного этапа онтогенеза внутри материнского организма, питание зародыша через кровеносную систему матери посредством плаценты.

Плацентарные образуют 20 современных отрядов и столько же вымерших. Не останавливаясь на их сложных (и спорных) филогенетических взаимоотношениях, перечислим современные отряды.

Систематика современных плацентарных млекопитающих:

1) *Edentata* – неполнозубые;
2) *Pholidota* – ящеры;
3) *Erinaceomorpha* – ежеобразные;

4) *Soricomorpha* – землеройкообразные;
5) *Tenrecomorpha* – тенрекообразные;
6) *Primates* – приматы;
7) *Scandentia* – тупайи;
8) *Dermoptera* – шерстокрылы;
9) *Chiloptera* – рукокрылые;
10) *Macroscelidea* – прыгунчиковые;
11) *Rodentia* – грызуны;
12) *Lagomorpha* – зайцеобразные;
13) *Artiodactyla* – парнокопытные;
14) *Cetacea* – китообразные;
15) *Tubulidentata* – трубкозубые;
16) *Perissodactyla* – непарнокопытные;
17) *Hyracoidea* – даманы;
18) *Proboscidea* – хоботные;
19) *Sirenia* – сиреновые;
20) *Carnivora* – хищные.

Система млекопитающих постоянно уточняется и видоизменяется. К отряду *хищных* в настоящее время относят представителей бывшего отряда *ластоногих* (моржи, тюлени). Бывший отряд *насекомоядных*, наоборот, разбит на три новых самостоятельных отряда.

Систематика вымерших форм плацентарных вызывает многочисленные споры специалистов. Выяснение филогенетических связей млекопитающих осложняется широко распространенной конвергенцией в их эволюции. Даже среди современных сумчатых можно наблюдать параллелизм в эволюции с плацентарными. Если мы возьмем вымершие формы, то с удивлением увидим, что многие направления неоднократно «проигрывались» эволюцией в самых разных группах.

7.2. Отряд приматы

Человек относится к отряду приматов (*Primates*). Чтобы понять систематическое положение в нем человека, необходимо представлять филогенетические взаимоотношения различных групп этого отряда.

Система приматов

Направление, ведущее к современному отряду приматов, выделилось в классе млекопитающих еще в мезозойскую эру, около 70 млн лет назад, являясь одним из древнейших. Уже в то время наметилась магистральная линия их эволюции – развитый головной мозг, хватательная конечность, совершенная зрительная система. Этим насекомоядным существам, величиной с крысу, суждено было в своей эволюции привести к появлению человека.

Современный отряд *Primates* делится на два подотряда: *Prosimia* (полуобезьяны) и *Simia* (обезьяны).

Полуобезьяны появились свыше 55 млн лет назад. В настоящее время к ним относятся 5 семейств.

Систематика *Prosimia:*

1) *Lemuridae* – лемуры;
2) *Indridae* – индри;
3) *Daubentoniidae* – руконожки;
4) *Lorisidae* – лори;
5) *Tarsiidae* – долгопяты.

Представители всех этих семейств сохраняют ряд примитивных и специфических черт. Особенно большие отличия имеют долгопяты, которые представляют собой филогенетическую загадку среди приматов. Полуобезьяны живут в Африке и Юго-Восточной Азии. Больше всего их на Мадагаскаре. Все они находятся под угрозой вымирания.

Высшие приматы, относящиеся к подотряду обезьян, появились на Земле около 40 млн лет назад. В настоящее время в этот подотряд входят разнообразные представители – от мелких до очень крупных (рис. 7.1). Их характерными особенностями являются относительно крупный головной мозг, обычно с большим числом борозд, стереоскопическое зрение. Волосяной покров лишен подшерстка (или отсутствует), большой палец противопоставлен остальным. Все обезьяны весьма похожи по структуре кариотипа. Число зубов у большинства видов равно 32. У самок только одна пара молочных желез.

Систематика ныне живущих обезьян представлена ниже

(табл. 7.1).

Поскольку речь в дальнейшем пойдет исключительно о человекообразных обезьянах, необходимо сказать несколько слов о наиболее крупных представителях мартышковых – *павианах* (5 видов) и *мандриллах* (2 вида). Эти обезьяны резко отличаются от других представителей семейства своими размерами, умственными способностями, четкой социальной организацией. Больше ни у каких приматов не встречается столь жесткая иерархическая система в группе, во главе которой стоит вожак (рис. 7.2).

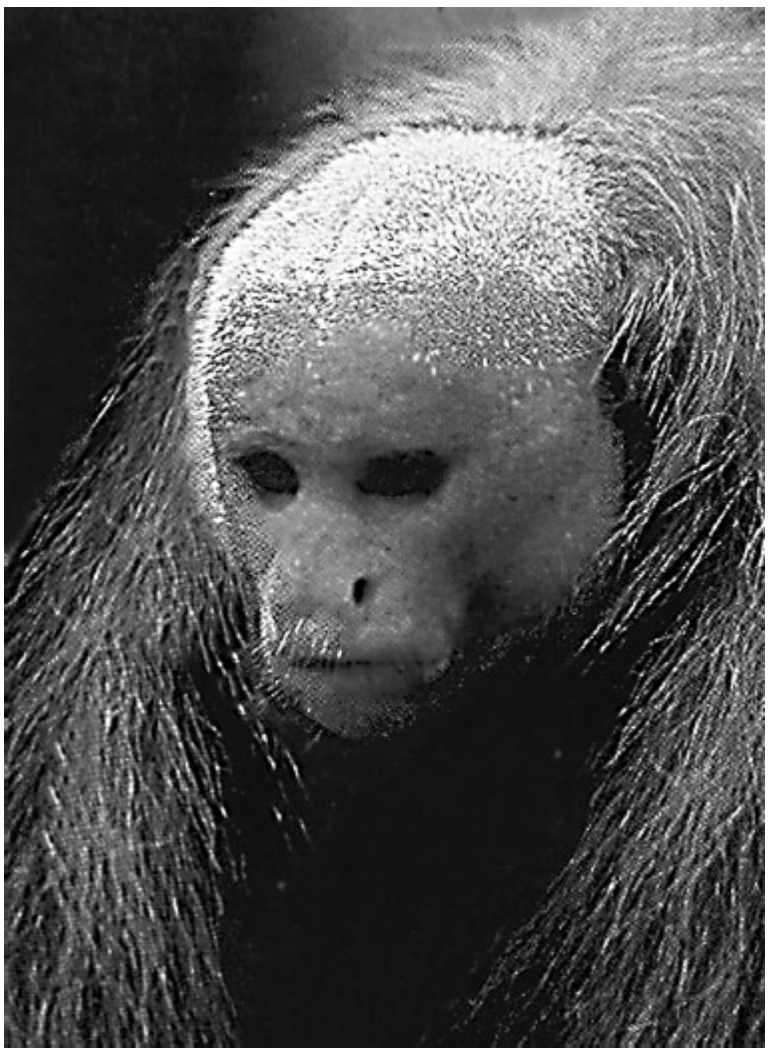


Рис. 7.1. Лысый уакари (надсемейство *широконосые обезьяны*)

Таблица 7.1. **Систематика подотряда *Simia***

Надсемейство *Ceboidea* — широконосые	Надсемейство *Cercopithecoidea* — мартышкообразные	Надсемейство *Anthropoidea* — человекообразные
Многочисленные (16 родов) небольшие обезьяны Нового Света. Преимущественно растительноядные и насекомоядные. Большой хватательный хвост. Относительная масса головного мозга сходна или даже превышает аналогичный показатель у человека 1. Семейство *Callithricidae* — игрунковые 2. Семейство *Cebidae* — капуциновые 3. Семейство *Callimiconidae* — каллимико	Небольшие приматы Старого Света. Выделяют 7 родов с многочисленными видами. Передние конечности по длине равны задним. Оголенные участки тела обычно яркой окраски. Самцы всегда значительно крупнее самок. Живут стадными группами с четкой иерархией 1. Семейство *Cercopithecidae* — мартышковые 2. Семейство *Colobidae* — колобиновые	Характерны округлая голова, развитый головной мозг, богатая мимика. Развитые передние конечности имеют ногти. Хвост отсутствует. Слепая кишка имеет отросток — аппендикс. Плаценты всех антропоидов столь похожи, что практически неразличимы. Для самок характерен менструальный цикл. Сложное поведение 1. Семейство *Hylobatidae* — гиббоновые 2. Семейство *Pongidae* — понгиды 3. Семейство *Hominidae* — люди

Павианы и мандриллы чрезвычайно агрессивны. Они активно охотятся на других животных, т. е. являются частично плотоядными приматами. Часто несколько групп объединяются, также демонстрируя четкую социальную организацию. Интеллектуальные способности павианов просто удивительны для «низших» обезьян.

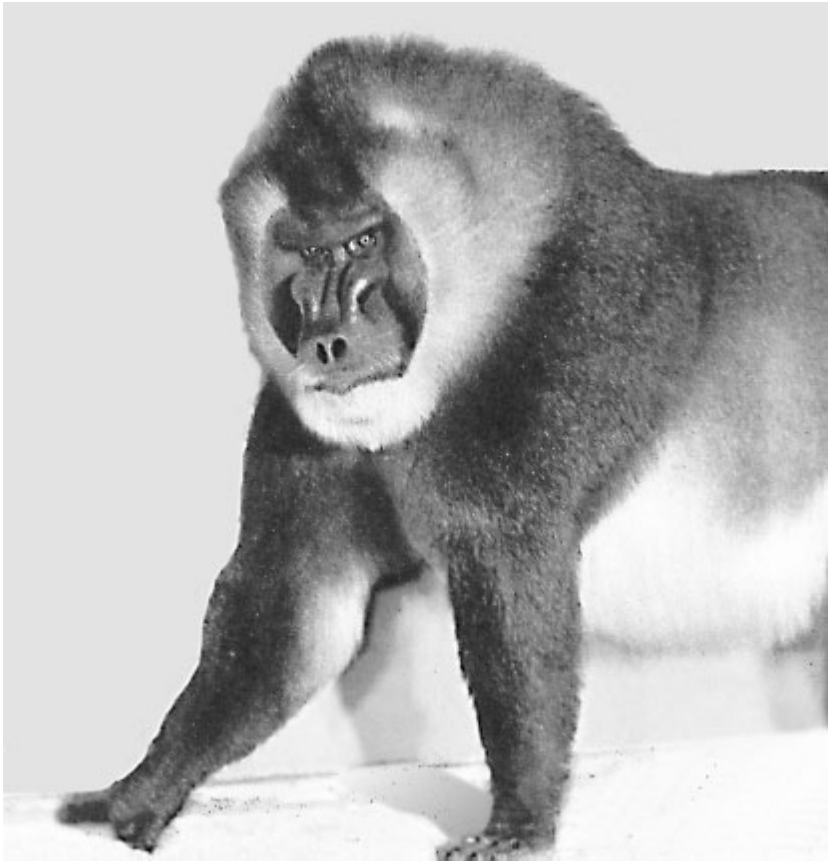


Рис. 7.2. Дрилл

Все вышесказанное лишний раз показывает, что многие направления человеческой эволюции мы можем в той или иной мере наблюдать и в других группах, т. е. эволюционные «сценарии» в природе могут «проигрываться» неоднократно, с тем или иным акцентом. С этим явлением мы еще столкнемся неоднократно, анализируя антропогенез.

Иногда мартышкообразных и человекообразных обезьян объединяют в секцию узконосых, но многие ученые с этим не согласны, поскольку все три ветви обезьян имеют, по всей видимости, независимое происхождение.

Кроме вышеуказанных, известно несколько вымерших семейств. Система вымерших форм весьма фрагментарна, вызывает многочисленные споры у специалистов, поэтому мы ее рассматривать не будем.

Направление, ведущее к человекообразным обезьянам, сформировалось около 22–25 млн лет назад. Начало этой линии эволюции заложили представители вымершего подсемейства дриопитеков. 10–16 млн лет назад дриопитеки занимали

обширную территорию в Европе, Азии и Африке, образуя многочисленные рода и виды. В основном это были небольшие представители, но известны и крупные формы, размером с гориллу (например, *Dryopithecus maior*).

Среди предков ныне живущих обезьян раньше всех разошлись линии человека и гиббона (18–20 млн лет назад), позже всех – линии человека и шимпанзе (около 7 млн лет назад, но некоторые ученые считают, что еще позднее).

Дискуссии по поводу систематического положения человека в последнее время приобрели неожиданно острый резонанс. К рассмотрению этой проблемы мы и перейдем в следующем разделе.

Систематика надсемейства Anthropoidea и место в нем человека

Система понгид и гоминид представлена ниже (табл. 7.2). Семейство *Hominidae* было введено в систематику в 1863 г. Т. Гексли, а деление его на подсемейства предложено в 1939 г. американскими палеонтологами У. Грегори и М. Хельманом.

Таблица 7.2. **Систематика семейств *Pongidae* и *Hominidae* (включая вымершие формы)**

Семейство *Pongidae*	Семейство *Hominidae*
1. Подсемейство *Dryopithecinae**	1. Подсемейство *Australopithecinae**
2. Подсемейство *Ponginae*	Род *Australopithecus**
Род *Pongo* — орангутан	Род *Paranthropus**
Род *Gorilla* — горилла	2. Подсемейство *Hominidae*
Род *Pan* — шимпанзе	Род *Homo* — человек

* — вымершие формы.

В конце XX века наметилась тенденция радикального пересмотра системы высших приматов. Данные молекулярно-генетических исследований показали исключительно тесную филогенетическую близость человека, шимпанзе и гориллы. Так, сравнительный анализ геномов человека и шимпанзе (рис. 7.3) демонстрирует гомологию (в некоторых исследованиях до 99 %), характерную для подвидового уровня. Такие же результаты получаются при анализе аминокислотного состава белков. Исчерченность хромосом человека и шимпанзе практически идентична. Чрезвычайно близки человек, горилла и шимпанзе по особенностям онтогенеза, биохимии, группам крови, строению мозга.

Впечатляющими явились этологические исследования,

продемонстрировавшие схожесть моделей поведения человека и его ближайших «родственников». Как пишет отечественный приматолог Э. П. Фридман, сходство биологических признаков человека и обезьян способно вызвать *«мистический трепет»* (Фридман Э. П., 1985). Особенно большое поведенческое сходство человека и высших обезьян отмечается в раннем возрасте.

Рис. 7.3. Шимпанзе

Обучение шимпанзе и горилл языку глухонемых заставило многих ученых встать на позицию признания исключительно количественных, а не качественных различий их с человеком по интеллекту. Наиболее четко способности к языковому общению проявляются у карликовых шимпанзе *бонобо*. Они же продемонстрировали лучшие способности в экспериментах по изготовлению орудий. И в природной среде использование предметов у шимпанзе имеет систематический, а не случайный характер.

Наиболее совершенный эксперимент с шимпанзе по кличке Лана провел приматолог Т. Джилл в Центре по изучению приматов в Атланте (США). При помощи специальной аппаратуры Т. Джилл установил настоящий диалог с Ланой, которая рассказывала ему о своих желаниях, настроении, чувствах,

понимала причинно-следственную связь многих явлений. Часто Лана выступала инициатором беседы. Когда Т. Джилла спросили, возможно ли превращение обезьяны в человеческое существо посредством овладения языком, он ответил: *«Возможность есть. И от этой мысли можно сойти с ума»* (цит. по: Зубов А. А., 2004). В результате многочисленных экспериментов показана способность антропоидов к использованию символов, обозначающих не образные, а отвлеченные понятия.

Все эти факты послужили основанием для многих систематиков к объединению человека и человекообразных обезьян в одно семейство, а человека, шимпанзе и гориллы – даже в один род. Столь радикальный пересмотр систематического положения человекообразных обезьян может породить множество этических и юридических проблем. Включение гориллы и шимпанзе в род *Homo* (человек!) неминуемо заставляет признать за ними права личности. Проблема эта чрезвычайно сложная и несколько неожиданная для человечества.

В настоящем издании используется традиционная система антропоидов, хотя объединение понгид и гоминид в одно семейство представляется допустимым. По поводу более «тесного» сближения хотелось бы высказать некоторые замечания.

Поразительная схожесть человека и шимпанзе по аминокислотному составу белков, можно сказать, шокировала антропологов. Однако эволюционистам давно известно, что скорость эволюции в разных группах может существенно различаться. «Молекулярные часы», основанные на анализе структурных генов, далеко не всегда показывают «точное время» дивергенции. Важную роль в эволюции играют изменения регуляторных участков генома. Вероятно, именно изменения регуляторных генов и легли в основу быстрой дивергенции гоминид и понгид (King M.-C., Wilson A., 1975). Эти группы за относительно короткий срок разошлись на значительное филогенетическое расстояние (не ниже ранга подсемейств).

Необходимо добавить, что последние находки предков человека возрастом более 6 млн лет поставили под сомнение точность молекулярно-генетической датировки дивергенции гоминид и понгид, еще больше осложнив анализ их филогенеза.

В плане морфологии понгиды и гоминиды резко отличаются друг от друга. Шведский биолог Ян Линдблад (1932–1987), доктор зоологии Стокгольмского университета, автор прекрасных книг и кинофильмов о живой природе, свою последнюю книгу посвятил вопросам антропогенеза. В ней автор очень четко выделяет ключевые морфологические отличия человека и обезьян (Линдблад Я., 1991). Для человека характерны следующие

особенности:

• *прямохождение (бипедия);*

• *короткие руки, длинные ноги;*

• *ступня с непротивопоставляющимся большим пальцем;*

• *рука с противопоставляющимся большим пальцем;*

• *редуцированный волосяной покров на теле;*

• *длинные волосы на голове, волосы под мышками и вокруг половых органов у взрослых особей, борода у мужчин;*

• *потовые железы по всему телу;*

• *специфическое распределение жировой ткани;*

• *большой пенис у мужчин;*

• *большие груди у женщин;*

• *крупный округлый череп, большой объем головного мозга;*

• *более мелкие зубы, особенно клыки;*

• *более плоское лицо;*

• *более высокий небный свод, подвижный язык;*

• *выступающий вперед нос.*

У человека значительно сильнее, чем у понгид, выражен половой диморфизм. Эволюционные истоки этих особенностей морфологии человека мы рассмотрим в следующей главе.

Интересно отметить, что филогенетические программы брачно-семейных отношений человека и понгид также подразумевают давнюю дивергенцию. Как пишет в своей замечательной книге «Непослушное дитя биосферы» В. Р. Дольник: *«В семейном отношении наши ближайшие сородичи мало похожи на человека… Наша эволюция шла зигзагами»* (Дольник В. Р., 2003).

Важным фактором филогенетической дивергенции может служить нескрещиваемость человека и понгид. У других обезьян в неволе получены не только межвидовые, но и межродовые гибриды. Еще в 1949 г. в Сухумском питомнике получен гибрид гамадрила и макака. Гибрид был вполне жизнеспособным и совмещал признаки отца и матери (Нестурх М. Ф., 1970). Однако между человеком и понгидами не зарегистрировано развития даже на уровне эмбриогенеза.

Конечно, необходимо вспомнить давнюю антропоцентрическую традицию отделять человека от его ближайших родичей во всех сферах. Не являлась исключением и систематика. Поэтому стоит подчеркнуть, что традиционная система нисколько не умаляет интеллектуальных способностей понгид. Установку на то, что носителями разума и мышления могут быть только представители рода *Homo*, можно также считать в некотором роде антропоцентрической. Кто сказал, что представители других родов (или семейств, или отрядов…) не

могут обладать разумом? Однако незачем связывать систематическую проблему с проблемой «статуса личности» шимпанзе и гориллы. Природа не делает четких границ, и мы никогда не сможем разделить наших ближайших «родственников» на «достойных» и «недостойных» называться личностью. Да и нужно ли это? Понятие «личность» еще более условно, чем многие другие. Все живые существа равны перед Природой.

Глава 8. Антропогенез

Важнейшим разделом антропологии является раздел, посвященный эволюции человека (антропогенезу), – палеоантропология. Этот раздел имеет свою богатую и чрезвычайно интересную историю.

8.1. История основных антропологических открытий

Условной датой рождения палеоантропологии как науки можно считать **1856 год**, когда в долине Неандерталь, около Дюссельдорфа (Германия) были найдены части скелета древнего человека, названного впоследствии «неандертальцем».

1868 г. – французский палеонтолог Л. Лартэ в пещере Кроманьон в долине реки Везер обнаружил 5 скелетов «кроманьонского человека». Возраст находки – около 30 тыс. лет.

1890 г. – голландский врач Э. Дюбуа открыл на острове Ява «питекантропа». Возраст находки – около 700 тыс. лет. Эта находка послужила началом новой эры палеоантропологии, всеобщего интереса к прошлому человека.

1907 г. – О. Шетензак обнаружил в Европе человека, отнесенного к архантропам, – «гейдельбергского человека». Возраст находки – около 530 тыс. лет.

1924 г. – профессор Йоханнесбургского университета Р. Дарт в пустыне Калахари впервые обнаружил останки австралопитека – череп *Australopithecus africanus*. Возраст находки – 2,6 млн лет.

1927 г. – английский анатом Д. Блэк описал «синантропа».

1936 г. – Р. Браун в Южной Африке нашел останки первого «массивного» австралопитека – «парантропа».

1948 г. – М. Лики на острове озера Виктория открыл проконсула.

1949 г. – Дж. Робинсон открыл первого африканского архантропа – «атлантропа».

1959 г. – М. Лики открыл «зинджантропа» (*Paranthropus boisei*), возраст которого около 1,7 млн лет.

1960 г. – в Олдувайском ущелье (Танзания) Л. Лики обнаружил части скелета первого представителя рода *Homo* (*H. habilis*), возраст около 2 млн лет.

1972 г. – Р. Лики (сын Л. и М. Лики) открыл *Homo rudolfensis*, современника *Homo habilis.*

1974 г. – антрополог Д. Джохансон в Эфиопии нашел почти полный женский скелет австралопитека (*Australopithecus afarensis*), жившего около 3,5 млн лет назад.

1985 г. – в Кении Р. Лики нашел почти полный скелет *Homo ergaster*. Это самая древняя находка вида, возраст – 1,6 млн лет.

1987 г. – группа генетиков под руководством А. Вилсона (США) провела анализ митохондриальной ДНК 147 популяций современного человека и выдвинула теорию «Африканской Евы».

1993 г. – Т. Уайт обнаружил в Эфиопии части скелетов возможного предка австралопитековых – ардипитека (*Ardipithecus ramidis*), жившего более 5 млн лет назад.

1994 г. – испанские антропологи обнаружили самое древнее свидетельство существования человека в Европе. Возраст находки – 780 тыс. лет.

1995 г. – М. Лики нашел в Кении фрагменты скелета самого древнего австралопитека (*Australopithecus anamensis*); возраст более 4 млн лет.

1997 г. – группа М. Крингса провела сравнительный анализ митохондриальной ДНК неандертальца, шимпанзе и современного человека.

1999 г. – в Кении найден череп «кениантропа» (*Kenyanthropus platyops*). Возраст находки – около 3,5 млн лет.

2000 г. – в Кении французскими приматологами во главе с Б. Сеню обнаружен «человек миллениума» – оррорин (*Orrorin tugenensis*). Возраст находки – 6 млн лет.

2002 г. – французский палеонтолог М. Боне в пустыне на севере Республики Чад нашел череп древнейшего гоминида, жившего более 6,5 млн лет назад – сахелантропа (*Sahelanthropus tchadensis*).

8.2. Этапы антропогенеза

Чтение учебников и научно-популярной литературы, посвященной антропогенезу, может создать впечатление об отсутствии проблем и «белых пятен» в этой области. Однако всегда следует помнить, что все свидетельства эволюции не только крайне малочисленны, но еще и часто не поддаются однозначной интерпретации. Источники анализа антропогенеза относятся к единственной системе – скелету, иногда составляя всего несколько осколков черепа. Плохая сохранность, слабая географическая репрезентативность, единичность находок накладывают жесткие рамки на работу антрополога. Поэтому, реконструируя эволюционное древо, поневоле приходится заниматься экстраполяцией, строить догадки и предположения. Это порождает самые разные точки зрения среди специалистов.

Возникновение филогенетической линии, ведущей к человеку

Направление, ведущее к человеку, по мнению многих антропологов, берет свое начало от *проконсула* – крупной обезьяны, жившей около 20 млн лет назад в Африке, возможного родоначальника подсемейства *дриопитеков*. Среди многочисленных видов дриопитеков выбрать кандидата на роль непосредственного предка «линии человека» не просто. Одним из «претендентов» является *кениапитек*, живший 12–14 млн лет назад. С этого времени и до появления австралопитеков мы сталкиваемся с весьма проблематичным периодом антропогенеза.

Не меньше споров вызывает период, предшествующий появлению дриопитеков. Фрагментарность находок, относящихся к этому периоду, послужила причиной возникновения разнообразных гипотез. В этих гипотезах в предках человека побывали самые невероятные представители: американские широконосые обезьяны, гиббоны, гигантопитек и даже… летучие мыши! Одно время была популярна «тарзиальная теория», выдвинутая в 1916 г. английским биологом В. Джонсом. По этой теории нашим прямым предком значился *долгопят* – ночной зверек из подотряда полуобезьян (рис. 8.1). В. Джонс приводит многочисленный список морфологических признаков, общих для человека и долгопята и отсутствующих у понгид (Jones F., 1929).

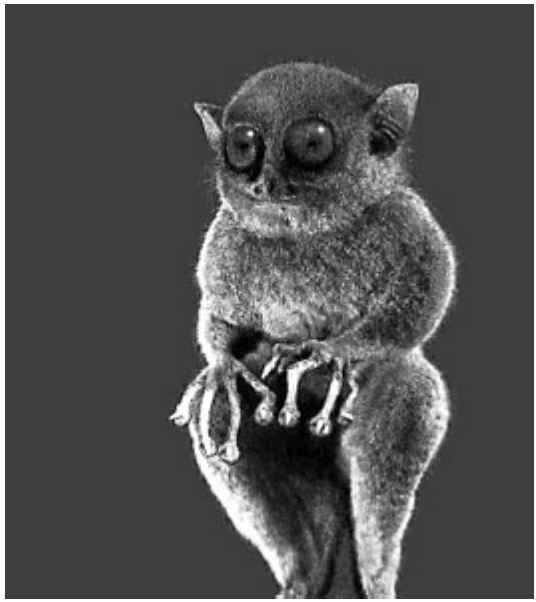


Рис. 8.1. Долгопят

Не менее «экзотичной» была теория выдающегося немецкого антрополога Ф. Вейденрейха, предложенная в 1945 г. После впечатляющих находок гигантских антропоидов в Юго-Восточной Азии Ф. Вейденрейх ставит одного из них – *гигантопитека* – в основание линии, ведущей к человеку. Эта теория не нашла широкой поддержки, несмотря на высокий авторитет ученого. Необходимо заметить, что гигантизм в филогенезе приматов был скорее исключением, чем правилом. Только несколько вымерших представителей, таких как гигантопитек, мегантроп, гигантский лемур Мадагаскара, достигали действительно крупных размеров. Среди дриопитеков выделялся своей величиной (примерно с гориллу) *Dryopithecus maior*, от которого, возможно, произошел гигантопитек.

Происхождение и эволюция австралопитеков

В настоящее время большинство антропологов считают, что род *Homo* берет свое начало от группы австралопитеков (хотя следует сказать, что некоторые ученые отрицают этот путь). Сами австралопитеки эволюционировали из дриопитековых через промежуточную группу, называемую условно «предавстралопитеками». В эту группу можно отнести последние находки – *ардипитека, оррорина* и *сахелантропа*, которые позволяют проследить эволюцию гоминид на 6–7 млн лет. Любой из них может претендовать на исходную форму, ведущую к

современному человеку, и среди антропологов нет единого мнения по этому вопросу. Однако наиболее вероятным «кандидатом» на роль предковой формы австралопитеков является *ардипитек*.

В конце плиоцена австралопитеки представляли собой процветающую группу отряда приматов. В настоящее время среди них идентифицировано 8 видов. Приблизительно 3 млн лет назад австралопитеки разделились на две ветви: «грацильные» и «массивные». Последние представляли собой группу, специализировавшуюся на питании грубой растительной пищей. Большинство антропологов выделяют их в отдельный род *Paranthropus*.

После первой находки Р. Дартом в 1924 г. черепа австралопитека были сделаны многочисленные открытия самых разных представителей этого рода. Однако все они не могут сравниться по своему социальному резонансу с находкой в 1974 г. антропологом Д. Джохансоном в Эфиопии почти полного женского скелета австралопитека, жившего около 3,5 млн лет назад. Находка, получившая по старой традиции антропологов имя Люси, стала самым «громким» и популярным антропологическим открытием XX века. Люси отводилась роль «прародительницы человечества». Ей посвящали песни, ее имя давали кораблям и кафе. За Африкой утвердился приоритет прародины человека.

Люси получила научное название *Australopithecus afarensis*. Этот вид жил примерно 3–3,5 млн лет назад, и он считается большинством ученых исходным для всех последующих видов австралопитеков. Его представители были значительно меньше современного человека и отличались выраженным половым диморфизмом: мужчины имели рост около 150 см и массу тела около 45 кг, а женщины соответственно – 110 см и 30 кг. Объем мозга равнялся 380–440 $см^3$ (примерно как у шимпанзе). Сородичам Люси была свойственна стабильная двуногая походка. От этого же вида многие исследователи ведут прямую линию к современному человеку. Возможно, в качестве промежуточной формы, родоначальником рода *Homo* служил открытый в Эфиопии в 1997 г. вид *Australopithecus garhi*. Находка, возраст которой составляет 2,5 млн лет, несет в себе ряд уникальных признаков, позволяющих представить ее предком человека (Вишняцкий Л. Б., 2004).

Australopithecus afarensis, вероятно, произошел от примитивной формы, обнаруженной в Кении в 1995 г. и названной *Australopithecus anamensis*. Этот вид, живший более 4 млн лет назад, можно рассматривать как промежуточную форму между

древними приматами и австралопитеками. Хотя по строению зубов и челюстей этот австралопитек схож с ископаемыми обезьянами, строение костей ног позволяет считать его двуногим.

В 1999 г. в Кении найден череп своеобразного гоминида – «кениантропа» (*Kenyanthropus platyops*). Возраст находки – 3,5 млн лет. Вместе с другим видом (*Kenyanthropus rudolfensis*) он образует самостоятельный род среди австралопитековых. Строение черепа у представителей этого рода имеет даже более «человеческий» вид, чем у современных ему австралопитеков. Но, обладая причудливой смесью примитивных и прогрессивных черт, кениантропы представляли собой тупиковую ветвь эволюции. Такие находки наглядно показывают, что эволюция человека не имела последовательно прогрессивного и однонаправленного характера. Существовало несколько направлений в эволюции гоминид, и путь к современному человеку был только одним из них.

Тупиковой ветвью был и самый первый открытый Р. Дартом австралопитек (*A. africanus*), широко распространенный около 3 млн лет назад, и все «массивные» формы (*Paranthropus*), образовавшиеся 2,7 млн лет назад от исходной формы *Paranthropus aefiopicus*. Последние представляли собой крайне специализированные формы, приспособленные к питанию грубой растительной пищей. Они обладали крупными челюстями и зубами. Макушка их черепа имела специальный гребень, к которому крепились мощные жевательные мышцы. «Массивные» пережили всех других австралопитеков, а самый крупный их вид – *P. boisei* («зинджантроп») – сосуществовал с первыми представителями рода *Homo* почти миллион лет.

Филогенетические взаимоотношения австралопитеков можно представить таким образом (рис. 8.2).

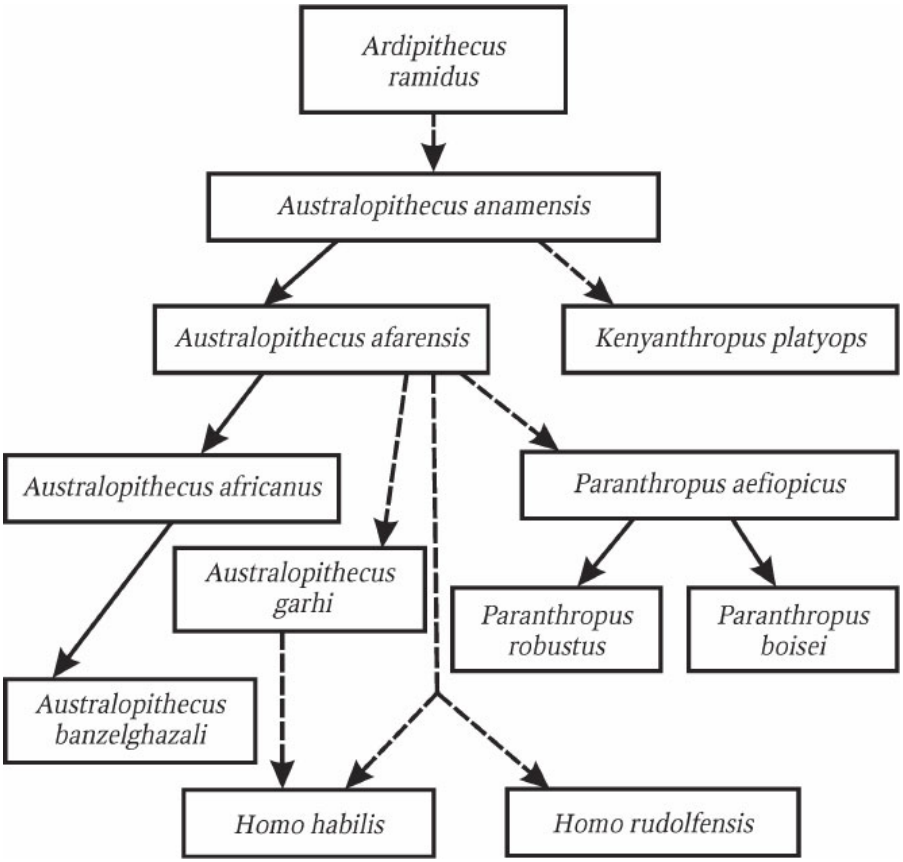


Рис 8.2. Филогенетические взаимоотношения австралопитеков

Существуют другие варианты исходных этапов эволюции гоминид. Так, некоторые авторы ставят в основание линии, ведущей к человеку, оррорина (*Orrorin tugenensis*), считая австралопитеков боковой ветвью.

Возникновение рода Homo

Поскольку эволюция гоминид происходила неравномерно, имела «мозаичный» характер, граница между древними представителями рода *Homo* и австралопитеками весьма размыта. Условными критериями отнесения к роду *Homo* принимаются объем мозга (не менее 700–800 см^3), строение кисти, орудийная деятельность.

История изучения самых древних представителей *Homo* берет свое начало с сенсационного открытия выдающегося английского археолога Л. Лики (1903–1972) в Олдувайском ущелье (Танзания). Находка, возраст которой составляет 1,7 млн лет,

получила научное название *Homo habilis*. Самый древний экземпляр *Homo habilis* был обнаружен в Эфиопии. Его возраст – 2,3 млн лет.

В 1972 г. сын Л. Лики – Р. Лики обнаружил еще более древние останки представителя рода *Homo*, которого затем многие антропологи выделили в самостоятельный вид – *Homo rudolfensis*. Мнения антропологов о том, какой из двух видов непосредственно ведет к человеку, разделились (Johanson D., Blake E., 1996; Wood B., 1992). Большинство авторов отдают предпочтение *Homo habilis*. В свою очередь, строение лицевого черепа наводит на мысль о родстве *Homo rudolfensis* и «кениантропа».

Классификация гоминид еще долго будет уточняться. Споры вокруг этих находок не утихают по сей день. Не все антропологи единодушны в определении их систематического положения. Некоторые авторы подчеркивают их близость с австралопитеками (Алексеев В. П., 1984). Действительно, *Homo habilis* был очень похож на австралопитека. Однако увеличение размеров мозга по сравнению с австралопитеками (650–800 $см^3$) и его структурные изменения, переход на всеядность, уровень социальной организации, охота, а главное, «орудийный критерий», заставляют отнести его к роду *Homo* (Andrew P., 1984). Другие авторы, наоборот, считают, что возникновение *Homo habilis* знаменовало появление принципиально нового, прогрессивного уровня организации мозга в эволюции человека (Tobias P., 1995).

H. habilis в антропогенезе выступает как создатель самой древней олдувайской культуры. Характерными ее предметами явились «чопперы» и «чоппинги» – грубо обработанные ударные камни. Благодаря острому краю, «чопперы» служили в качестве рубящих и режущих орудий, а также «орудий для изготовления орудий».

Жили «хабилисы» на открытых пространствах, группами около 40 особей, включающими несколько самцов. Такой тип социальной организации является оптимальным для ведения охоты и поддержания устойчивых связей (Бутовская М. Л., Файнберг Л. А., 1993).

Архантропы

Представители следующего этапа эволюции человека получили собирательное название «архантропы». К ним относятся самые первые находки древнейших людей: «питекантроп», «синантроп», «атлантроп», которым первоначально был дан статус самостоятельных родов. В настоящее время все они объединяются

в два вида: *Homo erectus* (азиатские формы) и *Homo ergaster* (африканские формы). Некоторые авторы предлагали считать архантропов отдельным родом *Pythecanthropus* (Алексеев В. П., 1984), однако сейчас этот взгляд не находит широкой поддержки.

С открытия в 1890 г. фрагмента нижней челюсти «питекантропа» голландским врачом, доцентом Амстердамского университета Э. Дюбуа (1858–1940) на острове Ява начинается новая эра палеоантропологии. Эта находка послужила мощным фактором развития антропологии, вызвала всеобщий интерес к эволюции человека.

Находки, сделанные в Китае, получили собирательное название «синантроп». Впоследствии их объединили в один вид – *Homo erectus*. Китайские формы более поздние, обычно имеют возраст 500–700 тыс. лет. Вероятно, азиатские архантропы возникли из мигрирующих африканских *Homo ergaster*. Следует отметить, что многие антропологи считают всех архантропов принадлежащими к одному виду, рассматривая и азиатские, и африканские формы как многообразие различных популяций.

Жили архантропы большими группами по 50–60 особей и охотились на различных копытных. Это были высокие и сильные гоминиды ростом 170–180 см с массой тела 60–80 кг (рис. 8.3). Объем черепной коробки архантропов составлял 850–1100 $см^3$. Характерными особенностями этих гоминид были вытянутый череп, толстые надбровные дуги, выступающие челюсти, крупные коренные зубы. Есть предположение, что прямохождение и бег архантропов были даже более эффективными, чем у современного человека. Архантропы были прекрасно адаптированы к жизни в жарком климате, к переходам на большие расстояния.

Рис. 8.3. Реконструкция питекантропа

Находки 1990-х годов увеличили возраст архантропов до 1,8 млн лет. Хотя архантропы вымерли самое позднее 300 тыс. лет назад, в некоторых изолятах (например, на островах Индонезии) они могли сохраниться до появления современного человека, что подтверждают недавние находки.

Выяснение причин столь обширных миграций нашего давнего предка – интереснейший вопрос антропологии. Одна из гипотез объясняет эти миграции активным преследованием стад копытных. Увеличение размеров головного мозга архантропов потребовало резкого увеличения величины энергозатрат, поскольку мозг является весьма «энергоемким органом». Эти энергозатраты восполнялись увеличением в рационе архантропов объема животной пищи, добываемой охотой. Многие данные указывают на то, что у них практиковался каннибализм, который не был связан с ритуалами, а являлся сугубо пищевой стратегией (Дерягина М. А., 1999).

Архантропы были первыми гоминидами, которые использовали огонь. Возможно, они даже обладали зачатками речи. Орудия архантропов представляют собой тщательно обитые с двух сторон рубила, более совершенные, чем у «хабилисов». Одной из загадок является крайняя редкость обнаружения орудий

у азиатских форм, по сравнению с африканскими.

В дальнейшей эволюции архантропов много неясного. Вероятно, все азиатские формы – это тупиковая ветвь, а эволюция человека связана с африканской формой (Andrew P., 1984). Эта форма эволюционировала в новый вид – *Homo heidelbergensis* («гейдельбергский человек»).

Гейдельбергский человек

Гейдельбергский человек первоначально был также отнесен к архантропам, но затем получил статус не только самостоятельного вида, но и одного из ключевых звеньев в эволюции человека. Впервые он был обнаружен в 1907 г. приват-доцентом Гейдельбергского университета О. Шетензаком. В то время эта находка, возраст которой составлял 550 тыс. лет, была самой древней в Европе. Долгое время экземпляр 1907 г. был единственным, однако находки 1960–1970-х годов показали широкую распространенность этого вида. Возраст большинства находок приходится на диапазон в 600–150 тыс. лет. Самая северная из них была сделана в Англии в 1977 г.

Возник новый вид, вероятно в Африке, от *Homo ergaster* около 1 млн лет назад и довольно долго сосуществовал с архантропами.

Homo heidelbergensis удивительным образом сочетал в себе прогрессивные и архаичные черты. Сохраняя многие анатомические характеристики, присущие архантропам, он заметно отличался от своих предшественников возросшим объемом мозговой полости. Объем головного мозга гейдельбергского человека равнялся 1100–1300 $см^3$. Шаг вперед был сделан и в области культуры. Именно гейдельбергскому человеку отдают приоритет в изобретении одежды и примитивных построек для жилья. Огонь прочно вошел в его повседневный быт. На высоком уровне было качество изготовленных орудий, выполняющих не только практическую, но, возможно, и эстетическую функцию. Вопрос о наличии у гейдельбергского человека членораздельной речи окончательно не решен.

Гейдельбергский человек был первым «настоящим» охотником среди предков человека, охотясь даже на весьма крупных животных. У предшествующих видов основную долю мясной пищи составляла не добыча на охоте, а падаль (которую тоже надо было отвоевать у конкурентов). Еще более широкое распространение, чем у архантропов, получил у гейдельбергского человека каннибализм, что подтверждают многочисленные находки разбитых костей и черепов с выломанными основаниями.

Очевидно, каннибализм не был редкостью у предков человека на всем протяжении антропогенеза. Не здесь ли нужно искать филогенетические корни некоторых черт поведения современного человека?

Охота заставила гейдельбергского человека активно осваивать новые земли. В связи с широкой распространенностью его с полным правом можно считать «древним человечеством планетарного масштаба» (Зубов А. А., 2004). Четко наблюдаются две волны миграции гейдельбергского человека: в Европу, вероятно через Гибралтарский пролив – около 800 тыс. лет назад, и в Азию – около 400 тыс. лет назад. Эти миграции имели принципиальное значение для эволюции человека.

В связи с широким расселением гейдельбергского человека неизбежным было образование нескольких географических групп, которым некоторые исследователи склонны придавать статус вида. Наиболее сильно отличаются от африканских форм европейские представители. В этом плане особо следует отметить находку испанских антропологов в 1994 г., возраст которой составляет 780 тыс. лет. Обнаруженный экземпляр был выделен ими в особый вид – *Homo antecessor* («человек предшествующий»), который во многих схемах антропогенеза занял ключевую позицию на пути к современному человеку. Однако другие антропологи считают эту находку ранней европейской формой гейдельбергского человека, не разделяя взглядов на нее как на самостоятельный вид.

Ветвь, которая мигрировала в Европу, эволюционировала затем в неандертальца – *Homo neanderthalensis*.

Неандертальцы

Неандертальцев долго рассматривали как непосредственных предков современного человека, однако сейчас они считаются тупиковой ветвью эволюции. Неандертальцы длительно сосуществовали с *Homo sapiens* и были в конце концов вытеснены ими.

Морфологические особенности неандертальцев сочетали ряд специфических черт. Они были невысокого роста (около 160 см), имели массивный череп с толстыми надглазничными валиками и покатым лбом, обладали необычайно мощной мускулатурой. Их кости были в 1,5 раза толще костей современного человека (рис. 8.4).

Рис. 8.4. Реконструкция неандертальца

Неандертальцы были единственными сугубо плотоядными представителями в филогении гоминид. Они охотились даже на таких крупных животных, как пещерный медведь и шерстистый носорог, что отразилось на строении их зубов. Мясо составляло основу рациона неандертальцев: если коренные зубы неандертальцев были меньше, чем у предшествующих гоминид, то резцы были крупнее.

Объем черепной коробки неандертальцев (около 1500 $см^3$) иногда даже превышал средний объем мозга современного

человека. Первоначально считали, что крупный мозг неандертальца не равнозначен мозгу современного человека и характеризуется слабым развитием лобных долей, наиболее важных для развития психики. Однако недавние исследования опровергли эти представления (Вишняцкий Л. Б., 2004).

Большинство ученых сейчас считают, что по своему биологическому потенциалу интеллектуальные задатки неандертальцев и «сапиенсов» были почти равны. При другом раскладе эволюционных событий неандертальцы могли достигнуть значительно более высокого уровня развития.

В период одновременного существования *Homo neanderthalensis* и *Homo sapiens* (а это более 100 тысяч лет!) между ними не обнаруживалось резких интеллектуальных различий. И тем и другим были свойственны орудийная деятельность, одежда из шкур, примитивные жилища и, вероятно, первые культы. Резкий отрыв в культурном отношении у «сапиенсов» произошел тогда, когда неандертальцы уже «сошли со сцены».

У неандертальцев мы находим проявление альтруизма, заботу о больных и раненых (Tattersall I., Matternes H., 2000). Умерших соплеменников они хоронили в специально вырытых ямах, куда складывали пищу и оружие. Скелеты неандертальцев чаще обнаруживаются в позе спящего человека. Возраст самых ранних захоронений насчитывает почти 100 тыс. лет. Очень мало известно об искусстве неандертальцев. Не найдено никаких наскальных изображений, однако культура изготовления каменных орудий была у них на достаточно высоком уровне. Не ясен вопрос о наличии у неандертальцев речи, хотя большинство антропологов придерживаются мнения об отсутствии у них способности к речевой функции. Возможно, это было главной причиной их «поражения» в конкурентной борьбе с *Homo sapiens*.

Как и у предыдущих предков человека, у неандертальцев неоднократно отмечался каннибализм. Одна из самых первых и наиболее широко известных стоянок неандертальцев-каннибалов была обнаружена в 1889 году около Загреба на реке Крапинице. «Крапинские людоеды» охотились не только на зверей, но и на других неандертальцев, причем при раскопках в некоторых слоях обнаруживались исключительно человеческие кости и черепа, в большинстве своем разбитые и обожженные.

Неандертальцы были чрезвычайно широко распространены в Европе. Но больше всего споров вызывают так называемые нетипичные неандертальцы, обнаруженные в Палестине, Закавказье, Северной Африке. Некоторые антропологи считают, что разные линии неандертальцев эволюционировали от разных архантропов.

Долгое время велись споры относительно ранга самих неандертальцев. Ряд авторов считали его подвидом *Homo sapiens*. Уникальный эксперимент был проведен в США в 1997 г. группой генетиков под руководством М. Кингса (Krings M. [et al.], 1997). Выделив митохондриальную ДНК неандертальца и проведя сравнительный анализ с митохондриальной ДНК шимпанзе и человека, ученые показали, что ветви неандертальца и современного человека разошлись 555–690 тыс. лет назад. Этот факт практически исключает неандертальцев из числа наших непосредственных предков.

Скорее всего, неандертальцы и «сапиенсы» появились одновременно от общего предка, хотя в разных местах, и характеризовались примерно одинаковым развитием мозга. Таким образом, неандертальцев можно рассматривать как «резервный вариант человечества» (Вишняцкий Л. Б., 2004). Исчезновение неандертальцев остается нерешенным вопросом, к которому мы еще вернемся.

Возникновение и эволюция человека современного типа

Происхождение современного человека – наиболее интригующая загадка антропогенеза. В антропологии все формы человека современного типа получили рабочее наименование «сапиенсы». Большинство их представителей были высокого роста (более 180 см), не столь грубо сложены, как неандертальцы, имели более округлый череп, объем их черепной коробки составлял 1400–1500 см^3. «Сапиенсы» делали наиболее совершенные орудия, причем не только из камня, но и из кости, рога, дерева.

История изучения «сапиенсов» начинается с 1868 г., когда французский палеонтолог Л. Лартэ в пещере Кроманьон в долине реки Везер обнаружил 5 скелетов «кроманьонского человека», возраст которых составлял 30 тыс. лет. Первоначально «кроманьонцами» называли всех «архаичных сапиенсов», но затем это название закрепили за одной из многочисленных рас *Homo sapiens* верхнего палеолита.

В настоящее время многими антропологами поддерживается концепция африканской прародины человека современного типа и моноцентрическая версия происхождения человечества. В 1987 г. группа генетиков под руководством А. Вилсона (США) исследовала *митохондриальную ДНК* в 147 популяциях современного человечества и пришла к выводу о происхождении человека современного типа от одной африканской популяции,

более того, от одной женщины-прародительницы – «Африканской Евы». Предполагаемое время существования «Евы» – около 130 тыс. лет назад (Wills Ch., 1995). Генетические методы позволяют определить возраст исходного африканского очага «сапиентации» в 600–700 тыс. лет.

Эти две столь разные даты (130 000 и 600 000 лет) отражают два разных, но одинаково важных момента антропогенеза: выделение эволюционного направления, ведущего к «сапиенсам», и возникновение первых представителей *Homo sapiens*.

В самом общем виде процесс формирования человека современного типа можно представить следующим образом (рис. 8.5).

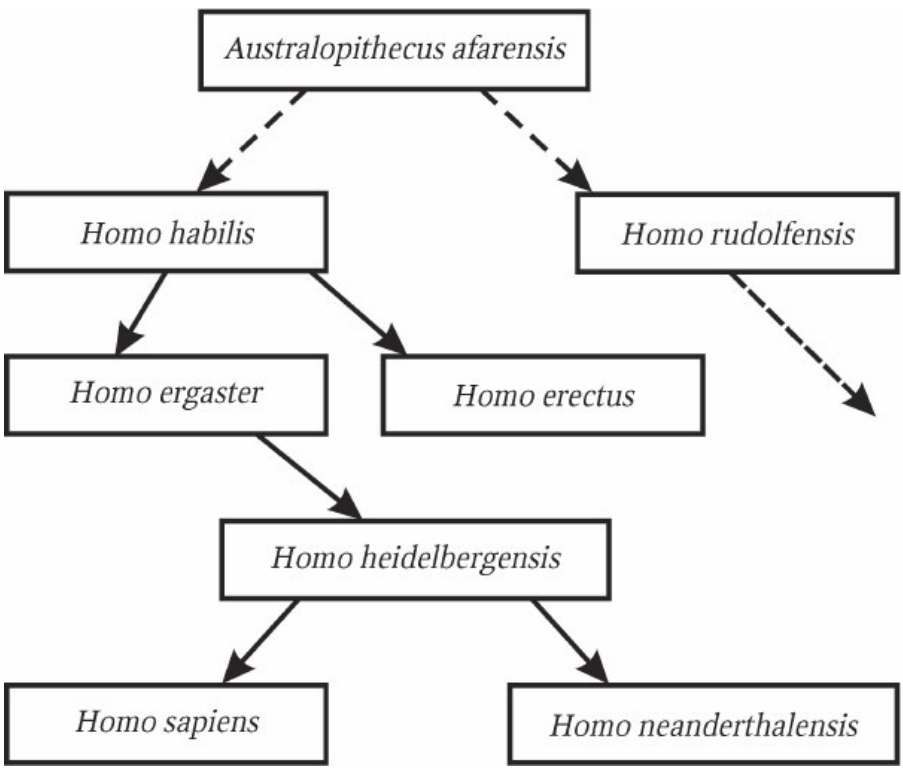


Рис. 8.5. Эволюция рода *Homo*

Линия, ведущая к «сапиенсам», выделилась среди африканских представителей *Homo heidelbergensis* примерно 600–700 тыс. лет назад. Около 130 тыс. лет назад также в Африке сформировался новый вид – *Homo sapiens*, который 100–120 тыс. лет назад мигрировал в Переднюю Азию, а затем, 35–40 тыс. лет назад, – в Европу. В Европе «сапиенсы» вытеснили (или, как считают некоторые антропологи, ассимилировали) живших там неандертальцев.

У этой схемы имеется большое число альтернативных вариантов, во многом зависимых от личных взглядов авторов. Одним из таких вариантов является концепция полицентрического происхождения человечества, рассматриваемая далее.

Весьма затрудняет понимание эволюции «сапиенсов» обилие переходных форм, которые получили общее название «архаичный сапиенс». Определение межвидовых границ предковых форм *Homo heidelbergensis* и ранних форм *Homo sapiens*, естественно, затруднено. Поскольку эволюционный процесс в этом направлении продолжался сотни тысяч лет, происходило постепенное накопление характеристик современного человека. Кроме того, безусловно, должны были возникать тупиковые варианты. Некоторые авторы даже считают, что на этом эволюционном направлении сменилось несколько видов. В разных популяциях этот процесс мог происходить неравномерно; могли возникать изоляты, где происходила консервация древних форм.

Особенно динамичной формой был «поздний архаичный сапиенс», который расселился по огромной территории до Америки и Австралии. Вследствие этого образовалось большое число разных форм, которые, однако, генетически представляли один вид. Но в связи с огромными размерами занимаемой территории возникли зоны изоляции. Эти изолированные популяции послужили основой для формирования будущих рас.

8.3. Морфогенез в эволюции человека

Поскольку по окаменелостям очень трудно определить эволюцию морфологических признаков, то перед художниками, изображающими путь антропогенеза, открывается широкое поле для фантазирования. Примером могут служить рассмотренные нами реконструкции древнего человека из предыдущего раздела (см. рис. 8.3, 8.4), выполненные известным «палеоанималистом» З. Бурианом (Елинек Я., 1982). На протяжении всей истории антропологии выдвигались самые различные гипотезы, посвященные морфогенезу.

Явление педоморфоза в антропогенезе

Открытие роли явлений гетерохронии в эволюции послужило основой для различных гипотез, объясняющих эволюционные аспекты морфогенеза. Применительно к человеку была предложена теория голландского ученого Луи Болька об эволюции путем педоморфоза. Согласно этой теории, многие морфологические особенности человека – это результат сохранения у взрослой особи признаков, характерных для неполовозрелых форм наших обезьяньих предков.

Такими признаками у человека являются форма черепа, наличие волос на голове и отсутствие волос на теле (как у новорожденного шимпанзе). Более того, замечена большая частота педоморфоза в группах животных с развитым социальным поведением. Это наблюдение легло в основу предположения, что педоморфоз взаимосвязан с социальностью, поскольку облегчает распознавание ранга отдельной особи, уменьшает частоту конфликтных столкновений в группе, усиливает заботу о потомстве, увеличивает стабильность сообщества (Рэфф Р., Кофмен Т., 1986). Все эти качества сыграли важную роль в социальной эволюции человека. Особо следует отметить любознательность, также характерную для детенышей млекопитающих и сыгравшую ключевую роль в эволюции психики человека.

Педоморфозом можно объяснить и развитие мозга у человека. Мозг новорожденного ребенка остается в значительной степени недоразвитым по сравнению с мозгом шимпанзе, выполняя только часть своих функций.

Настороженно встреченная вначале теория Болька в настоящее время благосклонно принимается большинством эволюционистов.

Эволюционные истоки морфологических особенностей человека

Как с эволюционной точки зрения интерпретировать переход к прямохождению, исчезновение волос на теле, нетипичное для обезьян распределение жировой ткани, стремительное увеличение размеров головного мозга и многие другие морфологические отличия человека? В антропологии для объяснения этих отличий выдвигалось множество гипотез.

Особое внимание издавна привлекала проблема возникновения бипедии. Она даже получила название «проклятого вопроса палеоантропологии». Многочисленные «минусы» бипедии (потеря скорости, болезни позвоночника, трудные роды, болезни сосудов и др.) требовали эволюционного объяснения. Так называемая трудовая гипотеза, которая активно внедрялась в советское время («труд создал человека»), явно меняет местами причину и следствие. Находки ранних прямоходящих австралопитеков (не занимавшихся какой-либо «трудовой деятельностью») окончательно похоронили эту гипотезу. Не меньшие претензии можно предъявить к гипотезе «свирепого охотника». Если бы предок человека начал свой эволюционный путь по этому направлению, то наши характеристики, вероятно, были бы прямо противоположными. «Саванная гипотеза», объясняющая морфологические изменения человека освоением новой экологической ниши, помимо натянутости многих интерпретаций, не согласуется с последними находками предков человека. Новые антропологические данные опровергают перечисленные гипотезы.

Не разбирая десятки других гипотез, одинаково неудачно объясняющих эволюционные изменения человека, хотелось бы остановиться на гипотезе «водяной обезьяны», выдвинутой в 1960 году биологом Элистером Харди. Согласно ей, в антропогенезе у предков человека был продолжительный период полуводного существования. Эта гипотеза игнорируется многими антропологами, но в последнее время начинает получать поддержку (Verhaegen M. [et al.], 2002). Активным ее сторонником и пропагандистом был Ян Линдблад.

Гипотеза «водяной обезьяны» на удивление хорошо объясняет весь комплекс морфологических особенностей человека. Прямохождение, чувствительность и ловкость пальцев рук, форма носа, отсутствие волосяного покрова, уменьшение размеров зубов (переход на всеядность, ловля подводных организмов), формирование слоя жировой ткани и женских грудей (теплоизоляция), длинные волосы на голове (защита от солнца и

«страховка» для малышей), увеличение размеров половых органов (преодоление водного барьера оплодотворения) – все находит логичное объяснение. В пользу «водной гипотезы» свидетельствуют и плавательные способности младенцев, уникальные для приматов.

Конечно, эта гипотеза имеет свои слабые места, самый главный из которых – ее умозрительность, отсутствие вещественных доказательств. Когда наш предок прошел «водное крещение»? Относились ли к «водяным обезьянам» недавно открытые предки человека, начиная с «Люси»? Сколько времени занял двойной эволюционный метаморфоз «суша → вода → суша»? Как согласуется «водное крещение» с последними молекулярно-генетическими данными, резко уменьшившими срок эволюционного расхождения человека и шимпанзе? Пока эти вопросы остаются без ответа.

Относительно бипедии альтернативной версией может служить предположение, что формирование анатомической предрасположенности к ней произошло в процессе древесного образа жизни. Если основной способ локомоции у нашего предка включал вертикальное лазание, то при переходе к наземному образу жизни даже несовершенная бипедия могла оказаться выгодней, чем возврат к четвероногости (Вишняцкий Л. Б., 2004). Однако это предположение никак не объясняет другие морфологические особенности человека.

8.4. Образование человеческих рас

Процесс дифференциации вида *Homo sapiens* и образования рас также является весьма дискуссионным разделом антропологии. На протяжении всей истории антропологии шел спор между сторонниками теорий моноцентризма и полицентризма. Он то усиливался, то затухал, но никогда не прекращался.

Концепция моноцентризма получила название гипотезы «Ноева ковчега». Она гласит, что формирование современного человечества происходило на основе первоначального расселения уже сформировавшегося вида *Homo sapiens* из Африки. При этом не происходило скрещиваний с местными гоминидами. Согласно этой гипотезе, расы произошли относительно недавно.

Концепция полицентризма провозглашает значительно более раннее формирование рас. Основателями разных рас служили разные гоминиды, причем в процессе их формирования происходило смешение с другими группами. В 1911 г. итальянский антрополог Д. Серджи высказал мнение, что современное человечество представляет собой 3 рода и 11 видов.

Компромиссной теорией является концепция «широкого моноцентризма». Она постулирует существование одного очага формирования современного человечества, но допускает вероятность метисации с разными группами древних гоминид в ходе расселения.

Итак, моноцентризм или полицентризм? В настоящее время большинство авторов поддерживают теорию моноцентризма, которую значительно укрепили результаты последних молекулярно-генетических исследований. Согласно наиболее распространенной точке зрения, процесс дифференциации современных рас начался не позднее 90 тыс. лет назад. Из ныне живущих народов наиболее близкими к исходной группе (т. е. «самыми древними») являются бушмены и эфиопы, которые, вероятно, сформировались около 80 тыс. лет назад. Дивергенция остальных современных основных групп происходила следующим образом (рис. 8.6).

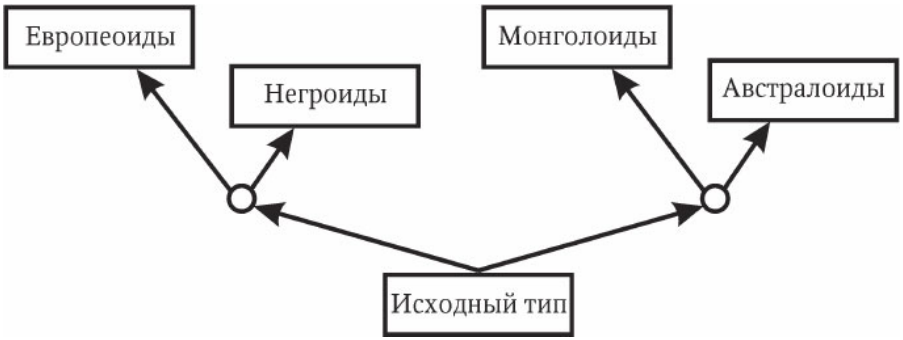


Рис. 8.6. Дивергенция основных групп современного человека

С проблемой формирования рас также тесно связан вопрос о роли и месте неандертальцев в эволюции человека. В середине XX века господствовала теория «трансформации», которая рассматривала неандертальцев как непосредственных предшественников *Homo sapiens*. Сейчас эта гипотеза отвергнута подавляющим большинством антропологов, однако она имеет приверженцев до сих пор. Основным доводом в ее пользу (и, надо сказать, против него непросто возразить) является наличие многочисленных промежуточных форм среди находок.

Первые находки *Homo sapiens* в Европе имеют возраст менее 40 тыс. лет (в то время как ранние находки в Африке – около 130 тыс. лет). С этого времени стремительно снижается численность европейских неандертальцев, последняя находка которых была сделана в Испании. Ее возраст составлял 29 тыс. лет. Таким образом, около 10 тыс. лет эти два вида сосуществовали в Европе.

Теория моноцентризма, которую поддерживают большинство антропологов, объясняет исчезновение неандертальцев их истреблением *Homo sapiens*.

Теория полицентризма не исключает неандертальцев из числа предков человека и выдвигает версию метисации, подразумевающую отсутствие репродуктивных барьеров между этими видами (что само по себе уже спорно). Сторонники метисации, в свою очередь, критикуют идею трансформации, резонно указывая на крайне малый срок для эволюционных превращений.

Здесь следует отметить, что начальный этап дифференциации человечества не был единым и одномоментным актом. В возникновении расовой изменчивости в ходе эволюции человека весомую роль играл дрейф генов. В других случаях характер расовой изменчивости у человека указывает на влияние потока генов. Необходимо учитывать также фактор изоляции при расселении, сыгравший важную роль.

Суммируя вышесказанное, можно принять (среди десятков других) такое определение человеческой расы. **Раса – это подразделение *Homo sapiens*, сложившееся в результате незавершенной видовой дифференциации** (Зубов А. А., 2004).

* * *

Тема экологической катастрофы вытеснила со страниц печати весьма модную в середине XX века тему будущего облика человека. Фантазия «прорицателей» обычно рисовала большеголовых созданий с огромным мозгом и крошечным телом. Имеют ли эти фантазии под собой какую-либо научную почву? Пожалуй, нет, хотя тема в достаточной степени потеряла актуальность: *«…времени на постепенные биологические изменения у человека, похоже, все равно не будет…»* (Вишняцкий Л. Б., 2004).

Глава 9. Филогенетические основы поведения человека

После открытия структуры ДНК и расшифровки генетического кода стало модным называть биологию наукой XX века. Ошеломляющие успехи биохимии, иммунологии и, особенно, молекулярной генетики создали иллюзию (в который раз!) скорого «покорения» природы. Эйфория от успехов заслонила принадлежность самого человека к природе – образ «покорителя» виделся как бы «вне» и «свыше». Какова же роль биологической составляющей в поведении «цивилизованного» человека?

9.1. История вопроса

Многовековая история поиска ответа на вопрос о роли биологического в человеке была полна драматической борьбы, часто выходящей за рамки научного диспута. Дискуссии не утихают до сих пор. В этом плане интересно проследить историю взглядов на роль биологического фактора в поведении человека и отношение к этому фактору психологии – ведущей науки «человекознания».

Одному из «отцов» научной психологии – У. Джеймсу (1842–1910) – принадлежат слова: *«Основой психологии является биология»* (James W., 1890). Тесная связь биологии и психологии характерна для конца XIX – начала XX века. Причиной последующего «бегства» психологии от естествознания послужили причины, далекие от науки: дискредитация дилетантских «биологизаторских» теорий в литературе, давление на психологию, оказываемое тоталитарными режимами, сама атмосфера в обществе первой половины XX века. Многочисленные социальные преобразования и революции того времени широко декларировали свои пути формирования «нового» человека. Это и многое другое способствовало искажению представлений о роли биологического фактора в поведении человека.

В такой «питательной среде» возник бихевиоризм – новое направление, постулирующее формирование поведения исключительно внешней средой. Он надолго стал господствующим течением академической психологии. Успех бихевиоризма во многом объясняется не его научной убедительностью, а «притягательной простотой» перспективы формирования «идеального» человека и образования «идеального» общества, его соответствием духу времени. Именно тогда в литературе получили хождение различные теории «чистой доски», доказывающие, что с человеком можно сделать все, что угодно.

Однако с середины XX века началось заметное охлаждение к бихевиоральному подходу. Полное теоретическое бессилие в объяснении многих аспектов человеческого поведения было расплатой за отмежевание от биологии.

В конце 1960-х годов возникла этология человека – наука о биологических основах нашего поведения. Становление молодой науки происходило в условиях жесткой конфронтации с ее противниками (особенно с психологами-бихевиористами). В центре теоретических разногласий оказался основной тезис этологии о врожденном видоспецифическом поведении человека.

Эти разногласия наглядно высветили коммуникативный барьер, мешающий плодотворному сотрудничеству «естественников» и «гуманитариев». Этот барьер обусловлен различием естественно-научной и гуманитарной познавательных картин мира. Становление этологии человека более подробно рассмотрено в моей предыдущей книге (Курчанов Н. А., 2006).

В 1970-е годы зародилась другая поведенческая наука – социобиология, изучающая социальную организацию животных и человека в сравнительном аспекте. Ее рождение связывают с выходом книги Э. Вилсона «Социобиология: новый синтез» (Wilson E., 1975). Хотя книга вошла в число бестселлеров, разделы, посвященные филогенетическим корням социального поведения человека (морали, агрессивности, сексуальности и т. п.), встретили яростную критику гуманитариев. Гуманитарное сообщество было не готово к восприятию подобной информации.

Ключевое значение в попытке наладить диалог гуманитарного и естественно-научного направлений имела другая работа Э. Вилсона, написанная в соавторстве с Ч. Ламсденом – «Гены, разум и культура: процесс коэволюции» (Lumsden Ch., Wilson E., 1981). Согласно концепции коэволюции, гены, контролирующие творческие способности человека, формируют единицы культуры – «культургены». Их совокупность и составляет культуру. Следует заметить, что эта работа, несмотря на надежды социобиологов, не имела столь громкого успеха, как первая. Но к 25-летнему юбилею социобиологии ее сторонники заявили о триумфе социобиологических идей (Alcock J., 2000).

В 1980-е годы можно отметить рост общественного интереса к биологическим аспектам поведения. На Западе появилось множество научно-популярных книг (обычно с броскими названиями) о конфликте биологической природы человека и цивилизации.

Большое значение для привлечения массового внимания к этологии человека в нашей стране имели статьи В. Р. Дольника 1970–1980-х годов. Они были собраны в книгу «Непослушное дитя биосферы», имевшую огромный успех у читателей. В работе наглядно показаны различные, обычно неосознаваемые, универсальные характеристики поведения человека: тяга к огню, собирательству «всякой всячины», «малой родине» (месту, где прошло детство), земле, собакам и многое другое. Все они, несмотря на широкую вариабельность у разных людей, являются нашим филогенетическим наследием. Большое внимание в своей книге В. Р. Дольник также уделил вопросам агрессивности, полового поведения, будущего человечества.

В начале 1990-х годов возникло новое перспективное направление в психологии – эволюционная психология, где биология, наконец, заняла подобающее ей место. Эволюционная психология рассматривает основные модели поведения человека как адаптации, возникшие в ходе естественного отбора. В это же время, благодаря успехам нейрофизиологии и нейрохимии, углубляются наши знания о мозге – материальном субстрате психики.

Сложность взаимоотношений биологии, психологии и других социальных наук является следствием недооценки всестороннего естественно-научного образования в ходе развития современного общества. Так, стандартное обвинение в «биологическом редукционизме» часто вытекает из непонимания гуманитариями закономерностей биологической детерминации, утрирования дилеммы «наследственность – среда». Очень хорошо сказал о современных психологах В. Р. Дольник: *«… признавая на словах некую биосоциальную сущность человека, они первую часть формулы тут же забывают. Биологию человека нужно не только признавать, ее нужно знать»* (Дольник В. Р., 2003).

Можно надеяться, что рождение эволюционной психологии знаменует начало изменения устоявшихся взглядов на «биологическое» в гуманитарных науках. Опрос 30 крупнейших психологов Европы накануне XXI века показал, что важнейшим фактором развития психологии в будущем практически все они видят влияние достижений биологии, особенно генетики (Мироненко И. А., 2005).

9.2. Эволюция и социальная организация общества

Наш привычный мир техногенной цивилизации существует буквально одно мгновение по сравнению со временем формирования человека (в том числе и его психики) в процессе естественного отбора. Естественный отбор – медленный процесс, его скорость несоизмерима с темпами культурной эволюции. Эволюция человека происходила в условиях, совершенно отличных от условий современного общества, поэтому человек несет в себе модели поведения, сформированные в его далеком прошлом, когда он сам был еще интегрирован в природную среду.

Эволюционная психология и этология человека оперируют многочисленными примерами филогенетических корней человеческого поведения. Анализируя наше филогенетическое наследие, следует помнить, что не все интерпретации являются бесспорными истинами, но все они служат предметом интереснейших теоретических дискуссий.

Иерархии доминирования

Подавляющее большинство биосоциальных систем построено по принципу неравенства особей и включают в себя совокупность рангов – иерархию. Неотъемлемыми атрибутами иерархической организации являются субординация, внутригрупповая борьба, стратегия лидерства. Иерархии доминирования – это эволюционный компромисс плюсов и минусов социальной жизни. Они возникают как системы, способствующие уменьшению уровня внутривидовой агрессии путем выработки правил взаимодействия (Alcock J., 1984).

Люди, подобно другим приматам, в своей социальной организации всегда формируют стабильные иерархии. Они пронизывают все человеческое общество, причем часто в нем сосуществуют официальные и неофициальные иерархии. Модель иерархической социальной организации обезьян во многих аспектах демонстрирует сходство с наблюдаемыми отношениями у человека, что служит весомым аргументом в пользу ее биологической детерминации (Гудолл Дж., 1992).

Даже такое понятие, как «харизма», помимо культурных факторов, обусловлено биологическими составляющими в русле невербальной коммуникации. Ее ключевые сигналы универсальны для людей и высших приматов. Показана применимость

этологических подходов к иерархии и в детских группах (McGrew W., 1972).

Весьма интересны наблюдения этологов за представителями разных ступеней иерархической лестницы у животных. Все они характеризуются своими моделями поведения. Даже неспециалисту видно, кто является вожаком стаи, кто субдоминантом, а кто находится на «дне». У лидера движения неторопливы, походка важная, взгляд бесцеремонно-оценивающий. У подчиненных движения суетливые, голова опущена, глаза испуганные. Особенности поведения разных членов групп очень подробно рассмотрены в этологической литературе.

На иерархическую структуру человеческого общества большое влияние оказал культурный фактор. Одной из особенностей является обычное участие человека во множестве иерархий.

По отношению к лидерам давно известна поговорка: «Власть портит человека». Определяющей характеристикой для достижения положения лидера является агрессивность, а все остальные его качества могут быть самыми разными (Дольник В. Р., 2003). Нахождение на вершине пирамиды изменяет характер лидера, укрепляет его уверенность в своих силах. Очень интересным феноменом человеческого общества является «почти всеобщая» любовь к лидеру-диктатору. Она происходит от постоянного страха перед ним, но поскольку длительный страх – это психологически трудно переносимое состояние, оно преобразуется в любовь.

Для представителей «дна» пирамиды характерна подавленная агрессивность, часто порождающая трусость и зависть. В человеческом обществе представители «дна» могут вследствие социальных факторов оказаться на самом верху иерархической пирамиды, демонстрируя наиболее отвратительные образцы тирании.

Конечно, взаимодействие особей в социальной системе в живой природе не ограничивается иерархией доминирования. Более того, иногда возможны почти горизонтальные связи в группе. И в первобытном обществе сейчас допускается наличие разных вариантов организации, хотя, благодаря психоанализу, распространено мнение о преобладании жесткой иерархической структуры во главе с всевластным вожаком. Но иерархии доминирования – стержень любой биосоциальной организации, в том числе и человеческого общества.

Индоктринация

Индоктринация – это массовое внушение определенной точки зрения. Феномен индоктринации хорошо описан К. Лоренцем (1903–1989) в его знаменитой книге *«Восемь смертных грехов человечества»*. В теоретическую разработку этого явления большой вклад внес другой выдающийся этолог И. Эйбл-Эйбесфельдт (Eibl-Eibesfeldt J., 1989).

Явление индоктринации возникло в эволюции человека вследствие преимуществ согласованного принятия групповых решений, а также для четкой демаркации «мы – они».

Хотя индоктринация специфична для человека, она имеет глубокие филогенетические корни и во многом аналогична импринтингу у животных. И. Эйбл-Эйбесфельдт полагает, что эти два явления имеют одинаковые нейрофизиологические и нейрохимические механизмы. К. Лоренц так описал эту закономерность, характерную как для животных, так и для наших предков: если ты не способен разобраться в причинно-следственных связях, воспринимай значимое событие как целое (Лоренц К., 1998). В этом случае фиксируются мелкие второстепенные детали, не имеющие принципиального значения для данного события. Такая закономерность и явилась источником многочисленных ритуалов, которыми насквозь пронизана жизнь современного общества. Все правила «хорошего» поведения, народные традиции, религиозные церемонии – все это ритуалы.

На такой основе сформированы и стереотипы человеческого поведения, в том числе этнические, которые прошли через всю историю и в настоящее время по-прежнему являются причиной большого количества проблем. Этнические стереотипы связаны также с другой филогенетической программой – биологической изоляции. Акцентированная на идентификацию представителей своего и чужого видов, необходимую для нормального скрещивания, она в условиях цивилизации усиливается культурными различиями (одеждой, внешним обликом, поведением, языком, религией и т. д.). Именно эти гипертрофированные различия и запускают программы ксенофобии – биологическую основу этнической неприязни (Дольник В. Р., 2003).

Как и любой биологический механизм, индоктринация весьма эффективна, поэтому она составляет ядро любой идеологии. Некритичный характер индоктринации во все времена служил мощным средством объединения племен, деревень, государств, наций, самых разнообразных групп. Известно, сколь сильно в человеке заложена боязнь противостоять чужому мнению, страх быть «белой вороной». Это явление служит важным фактором

укрепления власти диктаторов, которая возрастает пропорционально числу людей, признающих ее авторитет (Монахов Н. А., 1995). Наглядный пример некритичности человеческого поведения приведен в книге Дж. и Л. Палмер «**Эволюционная психология**»: *«молодые люди отправляются умирать в дальние страны, чтобы сражаться с людьми, которых они никогда не видели, ради лидеров, которых они никогда не встречали»* (Палмер Дж., Палмер Л., 2003).

Пагубное действие индоктринации проявляется и в научной среде. Если какая-либо гипотеза приобретает достаточно большое число сторонников, она часто превращается в доктрину (Лоренц К., 1998). Особенно способствует этому активность СМИ. После «всеобщего признания» доктрина либо «монополизирует» истину, либо оказывается в оппозиции к другой доктрине, в результате чего между ними возможна настоящая «война». Все противоречащие доктрине факты ее сторонниками отбрасываются, отрицаются или не воспринимаются. Эксперименты подбираются так, что они могут только подтверждать доктрину. Несогласные с доктриной подвергаются нападкам. Все попытки вести научный диалог в таком случае представляются бессмысленными.

Агрессивность

Наше эволюционное наследие сформировало и такое поведение, которое ставит под угрозу жизнь всего человечества (а может быть, и существование биосферы). Речь идет о феномене агрессивности.

Агрессивность – неотъемлемый атрибут взаимоотношений живых существ, и человек не является исключением среди них. Не останавливаясь на многочисленных аспектах агрессивности, отметим, что ведущими факторами формирования этого явления в природе служили защита территории (и ее пищевых ресурсов) и борьба за брачного партнера. У социальных видов особо острый характер принимает борьба за лидерство и место в иерархии.

Агрессивность проявляется как между особями разных видов (межвидовая), так и между особями одного вида (внутривидовая). Агрессию следует отличать от охоты хищника на жертву, поскольку она всегда сопровождается эмоциями злобы и страха. Животное ведет себя агрессивно, когда кто-то другой посягает на его территорию, пищу, детенышей, полового партнера или его самого. Агрессия и страх неразделимы.

Агрессия – весьма грозное оружие, поэтому Природа изобрела различные механизмы уменьшения ее опасности. Например,

переадресация агрессии на более слабого (или на неживой предмет) позволяет снимать накопившееся напряжение.

Демонстрация агрессии вместо нападения позволяет избежать физического противоборства, опасного для обеих сторон. При этом демонстрируются средства защиты и нападения, которыми обладает животное, преувеличиваются его размеры (рис. 9.1). В этологии рассматриваются многочисленные примеры ритуализации агрессии.

Рис. 9.1. Демонстрация своего «оружия» часто позволяет избежать столкновения с конкурентами

Проблема агрессивности человека издавна привлекала всеобщее внимание. Хотя в социальной психологии этой теме посвящены горы книг и статей, количество не перешло в качество – единой теории природы агрессивности в психологии нет (Берковец Л., 2001). Намного более плодотворным оказался этологический подход.

Начало этологическому подходу было положено выходом книги великого ученого **К. Лоренца** (рис. 9.2) «Так называемое зло» (в английском издании – «Агрессия»), выпущенной в 1963 г. (Лоренц К., 1998). Вскоре выходят книги Д. Морриса «Голая обезьяна» и «Человеческий зоопарк» (Morris D., 1967; 1969). С тех пор тема агрессивности человека остается на острие социального дискурса.

Интереснейшие наблюдения агрессивного поведения шимпанзе и индейцев бассейна Амазонки продемонстрировали поразительное сходство с тактикой «цивилизованного» человека

(Гудолл Дж., 1992; Wrangham R., Peterson D., 1996). Такой вывод указывает на эволюционные корни многих пагубных явлений цивилизации – войн, геноцида, насилия, преступности.

Сомнительно, что дальние предки человека (вроде дриопитеков) отличались особой агрессивностью, но можно отметить определенную тенденцию к ее росту в ходе антропогенеза. Разные авторы обращают внимание на различные факторы, способствующие этому росту.

Л. Тайгер и Р. Фокс рассматривают современное общество как культурную модификацию общества первобытных охотников с наследственными задатками к агрессивности на «чужую» группу и к взаимопомощи внутри «своей» группы. Эти авторы подчеркивают, что интеграция территориальных групп в ходе культурной эволюции человека проходила путем принадлежности к определенному символу. В настоящее время эти символы уже сами создают межгрупповые и межнациональные конфликты (Tiger L., Fox R., 1971).

Рис. 9.2. К. Лоренц

Р. Ардри видит основной фактор роста агрессивности у человека в разделении современного общества на обособленные

области (Ardrey R., 1966), что усиливает филогенетическую программу защиты собственной территории.

Один из ведущих этологов современности Д. Моррис придает особое значение в формировании агрессивного поведения половому отбору (Моррис Д., 2001). Согласно его взглядам, преимущество на всех этапах антропогенеза получали более агрессивные самцы.

Ян Линдблад считает, что «первотолчок» к повышению агрессивности у человека дала растущая способность метко разбивать ракушки моллюсков у «болотной обезьяны», которая одновременно совершенствовала взаимодействие глаза и руки (Линдблад Я., 1991).

С точки зрения этологии и эволюционной психологии межгрупповой конфликт был важным селекционным фактором в эволюции человека. Более того, он был и фактором энцефализации (увеличения размеров головного мозга), так как способствовал многим навыкам (речь, творческое планирование, скорость принятия решений, кооперация, сотрудничество и др.), необходимым для выживания группы (Палмер Дж., Палмер Л., 2003).

Однако глобальной проблемой агрессивность человека стала в «цивилизованное» время, приняв крайние патологические формы. Этой проблеме посвящен подраздел 9.4.

В заключение необходимо отметить, что одним из атрибутов агрессии является эффект ее накопления даже при отсутствии раздражителей. Ограждая агрессивную личность от раздражителей, запускающих агрессивные реакции, мы не снижаем ее агрессивность, а только накапливаем. Полностью устранить агрессивность невозможно, поскольку она является одним из сильнейших инстинктов человека (Дольник В. Р., 2003). В этом суть и главное отличие этологического подхода от подходов социальной психологии.

Альтруизм

Одной из загадок эволюции долгое время было явление альтруизма – самоотверженного поведения, направленного на благополучие других сородичей. Вероятно, альтруизм играл большую роль в антропогенезе, особенно в ходе эволюции *Homo sapiens*, возможно, обеспечив ему успех в конкурентной борьбе. Хотя альтруизм обнаружен во многих животных сообществах, создавалось впечатление, что это невыгодная эволюционная стратегия.

Анализ альтруизма стал излюбленной темой в

социобиологии. Разработанная американским эволюционистом Р. Триверсом ***теория взаимного альтруизма*** показала, что взаимный альтруизм может являться адаптивной стратегией, если существуют адекватные «полицейские» механизмы, способные выявлять «обманщиков». Анализ так называемой «дилеммы заключенного» (рассматривается модель разных вариантов подкупа заключенного, чтобы он выдал своих товарищей) показал, что выгодность стратегии радикально меняется, если имеешь дело с одним партнером не один, а несколько раз.

Работы социобиологов показали, что стремление к альтруизму возрастает с увеличением степени родства («теория родового отбора»), что у людей, возможно, есть врожденная способность отличать индивидов, генетически близких с ними. Более того, многие, казалось бы, сугубо «человеческие» качества, связанные с альтруизмом (мораль, дружба, доверие-недоверие, симпатия, чувство вины и многие другие), имеют филогенетические корни (Trivers R., 1985).

Филогенетическое наследие и психопатология

Одним из самых загадочных проявлений психопатологии человека является *шизофрения*. Диапазон признаков этого заболевания необычайно широк, но обычно ему сопутствуют сверхценные идеи, галлюцинации, навязчивые мысли. Исследования на близнецах доказывают важность генетического фактора в наследовании шизофрении. Может возникнуть вопрос: почему естественный отбор не выбраковывал гены, предрасполагающие к ней? Одним из объяснений может быть такое.

Шизофрения – это не только отклоняющееся мышление, но и способность генерировать необычные варианты при решении сложных проблем. Во время социальных потрясений, когда возрастает уровень тревожности в обществе, человек с «иным взглядом» часто рассматривается как потенциальный спаситель, а значит (с точки зрения эволюционной психологии), может иметь репродуктивное преимущество (Палмер Дж., Палмер Л., 2003). Это объяснение, возможно, не столь убедительно, но оно показывает, что ответы на сложные вопросы не лежат «на поверхности», и их поиски должны включать смелые, нестандартные пути.

Примером радикального изменения роли, выработанной эволюцией, служит феномен стресса, биологическую природу которого никто никогда не оспаривал.

Стресс – это мобилизация энергетических резервов

организма. В природе это не просто адаптивная стратегия, а адаптация, имеющая первостепенное значение, часто решающая ключевой вопрос: «жить или не жить». Физиологические изменения, сопутствующие стрессу, в кратчайшие сроки должны подготовить организм либо к борьбе, либо к бегству. Любая из этих поведенческих стратегий является физиологическим ответом на стресс. И ни одна из них обычно не применима в человеческом обществе, хотя количество стрессовых ситуаций в нем резко возросло. Стресс превратился в одного из главных врагов человечества, порождая длинный список «болезней цивилизации».

Такая «болезнь цивилизации», как *депрессия*, также имела адаптивное значение у нашего предка. Ее истоком является эволюционная способность контролировать свои эмоции – необходимая черта жизни в социуме для любого организма. Депрессивное состояние выполняло функцию предохранительного клапана для нашего предка в случае потери его статуса в группе, своевременно тушило пожар ненужной борьбы. В современном обществе депрессия не имеет адаптивного значения. Наоборот, «засасывая» все большие массы людей, она стала непреодолимой проблемой для общества и медицины.

9.3. Социальные вопросы пола

Наглядно демонстрирует значение филогенетических истоков анализ роли полового поведения в эволюции человека. Долгое детство и беспомощность человека в этот период явились причиной многих радикальных изменений в его анатомии, физиологии и поведении.

Филогенетическое наследие и половое поведение человека

Сближению полов в природе обычно предшествует специальная программа узнавания представителей противоположного пола. Если что-то не получается – для обеих сторон это сигнал: что-то не так, или вид не твой, или партнер дефектный, или сам делаешь плохо (Дольник В. Р., 2003). После узнавания «запускаются» разнообразные программы, подготавливающие сближение полов и оплодотворение.

Тренировка и шлифовка врожденных поведенческих программ происходит в детских играх. Неудержимая тяга к игре принципиально отличает поведение взрослых и детенышей (рис. 9.3). Игра – необходимое и незаменимое условие полноценного физического и психического развития млекопитающих. Детеныши, лишенные общения и игр, вырастают трусливыми, неспособными к нормальным контактам, в том числе и с половым партнером. Они сами плохо заботятся о своем потомстве. Все вышесказанное в полной мере относится и к человеку.

Критерии привлекательности противоположного пола у человека имеют свою биологическую основу, несмотря на то что среди гуманитариев превалирует точка зрения о решающем влиянии культурных традиций на формирование предпочтений. Из биологических факторов привлекательности в эволюционной психологии отмечаются строгость симметрии, индекс талии и бедер, воздействие феромонов.

Рис. 9.3. Общение и игры – обязательное условие полноценного развития млекопитающих

В конце 1980-х годов Дж. Даймонд разработал теорию, которая являлась, по сути дела, приложением «принципа гандикапа» (т. е. предпочтение самками броских нефункциональных черт у самцов) к человеку. Теория Даймонда довольно убедительно объясняет случаи «нелогичного» выбора (например, частое предпочтение девушками «плохих парней»). Она показывает неслучайность многих наших действий, их глубинную биологическую причину (Diamond J., 1992). «Нелогичность» выбора, с точки зрения сегодняшнего дня, определяется действием древней филогенетической программы, сформированной еще в доисторические времена.

И даже такое явление, как любовь, имеет свои филогенетические корни. Хотя в гуманитарной традиции принято противопоставлять любовь и секс, с точки зрения эволюции это две стороны полового поведения человека. Влюбленность возникает в процессе антропогенеза как фактор, усиливающий прочность образования пар при возросшей продолжительности периода воспитания потомков. Состояние влюбленности похоже на действие наркотиков, но оно является нашим эволюционным наследием. Влюбленность преобразует восприятие другого, резко выделяет его из остальных претендентов, что позволяет сделать окончательный выбор.

В социобиологии и эволюционной психологии рассматриваются биологические составляющие других

проявлений полового поведения человека: табу инцеста, роль отца и отчима в развитии девочки, истоки гомосексуализма. Не все гипотезы выглядят одинаково убедительными, некоторые из них противоречивы, но они указывают путь к дальнейшему познанию природы и поведения человека.

Половой отбор в эволюции человека

Еще Ч. Дарвин писал: *«Что касается меня, то я считаю, что из всех причин, которые привели к различиям во внешних признаках между расами человека и между человеком и животными, половой отбор был наиболее эффективным»*.

Согласно теории родительского вклада Р. Триверса, половой отбор у человека проходил по стратегии выбора самками полового партнера (Trivers R., 1985). Генетик Р. Фишер (1890–1962) назвал такой половой отбор **неконтролируемым**. При этом образуется положительная обратная связь между предпочтением самками определенных черт у самцов и развитием у них этих черт (Fisher R., 1930).

Ряд авторов считают половой отбор главной причиной выраженного полового диморфизма человека (Goodhard C., 1964; Morris D., 1967), но другие не согласны с этим.

По мнению психолога Дж. Миллера, неконтролируемый половой отбор – основа уникальных качеств человеческой психики (Miller G., 1998). Ни естественный отбор, ни социальное окружение не способны объяснить невероятную скорость развития мозга человека в процессе эволюции. Миллер объясняет ее результатом выбора самкой полового партнера по критерию умственной «одаренности». Уникальность этого отбора у человека заключалась в необходимости развития обоих полов, почему и не наблюдается одностороннего превосходства мужского пола в уровне интеллекта.

Помимо отбора по критерию когнитивных способностей, можно отметить отбор на предрасположенность к долговременным связям (Buss D., 1994). Этот отбор столкнулся в эволюции человека с традиционной стратегией самцов на кратковременные связи, но необходимость длительной заботы о потомстве способствовала сильному селективному давлению в пользу долговременности. Хотя стратегия долговременных связей в значительно большей степени выражена у женщин, чем у мужчин, оба пола в той или иной мере могут использовать обе стратегии.

Отечественный генетик В. П. Эфроимсон (1908–1989) считал, что в эту селекцию определенную лепту внес фактор

венерических заболеваний, имеющих, вероятно, более долгую историю, чем обычно считается. Этот фактор благоприятствовал самцам, эмоционально ориентированным на долговременные связи, и элиминировал самцов, ориентированных на кратковременные связи (Эфроимсон В. П., 1995). Результат селекции определяет биологические корни такого явления, как верность, многократно воспетого в литературе.

Брачное поведение человека

Интересно отметить отличия в организации брачной жизни человека от эволюционно близких к нам человекообразных обезьян. Все понгиды спариваются редко и нерегулярно. Самцы у них неревнивы и не заботятся о самках и детенышах. У самок общей чертой с человеком является наличие менструального цикла вместо эстрального у самок млекопитающих.

В ходе антропогенеза произошла эволюция брака. Возможно, в ходе этой эволюции сменилось несколько разновидностей группового и парного брака. В связи с постоянным удлинением периода беспомощного детства у человека в брачных отношениях должна была возникнуть направленность, стимулирующая заботу самцов о самках и потомстве. Строго моногамный брак возникает у человека, вероятно, начиная с эпохи земледелия.

В условиях селекции «приверженцев» кратковременных связей отбор мог быть направлен против «недостаточно ревнивых» представителей (Halliday T., 1980), что также укрепляло парный брак. Другим эволюционным приспособлением «удержания» мужчин явилась сексуальная рецептивность женщин, отличная от самок млекопитающих с эстральным циклом. Постоянная готовность женщин к половым контактам – такое же уникальное свойство человека, как и речь (Дольник В. Р., 2003).

Существование у человека нескольких брачных программ весьма удивительно, так как обычно брачная система – видовой признак. Однако столь «богатое» филогенетическое «наследие» позволяло в исторический период реализовывать самые различные варианты.

У человека на всем протяжении антропогенеза четко проявлялась патриархальная структура семьи, как наиболее типичная для приматов. Матриархата в истории никогда не существовало. Более того, если социальные процессы приводили к увеличению женских свобод, это неизбежно снижало стабильность семьи, что мы можем наблюдать в настоящее время.

Целью образования семьи в природе является воспитание полноценного, самостоятельного потомства. У человека и на этом

этапе наблюдается конфликт эволюционного наследия и условий цивилизации.

Необычайно острая во все времена проблема «отцов и детей» явилась следствием филогенетической программы расселения потомства после полового созревания. Инициатива расселения возложена Природой на молодое поколение, поэтому оно и является обычно инициатором конфликтов. Старшее поколение воспринимает такое поведение как дерзость и неизбежно дает отпор. Стычки становятся все чаще, выводок распадается. Сценарий одинаковый у животных и людей. Однако у «цивилизованного» человека он принимает более острый характер, поскольку условия существования в современном обществе долго не позволяют детям покидать «родительский дом». Они продолжают быть полностью зависимы от родителей юридически и материально, что обостряет агрессивную направленность генетической программы. Не соответствует реалиям сегодняшнего дня и древняя программа «учись у старшего» в связи со стремительным ростом суммарного знания в обществе.

9.4. Филогенетическое наследие и будущее человечества

Анализ взаимодействия биологического и культурного факторов в поведении человека позволяет по-новому посмотреть на его природу, историю, социальную организацию и, что особенно важно, на его будущее.

Филогенетическое наследие и цивилизация

Шведский ученый Ян Линдблад, иронизируя по поводу видового наименования человека *«sapiens»,* пишет: *«… позволительно усомниться в верности эпитета „разумный", когда видишь, что „развитие" и „прогресс" повлекли за собой»* (Линдблад Я., 1991).

Подходы к человеку, разработанные этологией, социобиологией, эволюционной психологией, показали неадаптивность многих моделей поведения человека в «цивилизованное» время. Сформированные за долгую историю естественным отбором для совершенно других условий, где эти модели поведения были адаптивны, они оказались тяжелым наследием в наш век машин, компьютеров, телевидения и универсамов. Это наследство во многом определяет будущее человека. Хорошо сказал об этом другой известный ученый-эволюционист В. Грант: *«…терпимость мужчинами друг друга у неандертальца и у жителя США не отличается заметным образом. Зато войны между племенами и между народами сильно зависят от тенденции к увеличению группы»* (Грант В., 1980).

Этологией накоплен обширный материал, показывающий резкое изменение нормального поведения при изменении условий существования. Показана четкая патологизация поведения при попадании животных в «цивилизованные» условия. Так, в естественных условиях у обезьян крайне редко отмечаются случаи убийства детенышей при «смене власти» новым вожаком. Однако в неволе убийство самцами детенышей принимает закономерный характер (Фридман Э. П., 1979). Отмечено резкое возрастание агрессивности у «городских» макак резус, по сравнению с их сородичами, живущими в естественных условиях (Фридман Э. П., 1985). Меняется поведение и возрастает агрессивность у и без того агрессивных павианов. Многократно отмечалось изменение поведения животных при перенаселенности. Животные перестают ухаживать за собой и за

детенышами, находятся в состоянии перманентного стресса. Наблюдается аутоагрессия, нарушается половое поведение.

При одомашнивании быстро разрушаются модели адекватного поведения, резко снижается сообразительность животных (Эрман Л., Парсонс П., 1984). Фаланга (класс паукообразные) при искусственном кормлении не может остановиться и ест до тех пор, пока ее брюшко не разорвется. В природе такой вариант в принципе невозможен, поскольку раздутое брюшко не позволит фаланге двигаться и добывать пищу.

В свое время В. Винн-Эдвардсом была предложена ***концепция саморегуляции***, как способности популяции автоматически регулировать свою численность (Wynne-Edwards V., 1962). Согласно этой концепции, при перенаселенности включаются механизмы уничтожения отдельных особей ради выживания остальных. Не это ли явление мы наблюдаем сейчас в человеческом обществе?

Экологический кризис

Жизнь всех существ на Земле подчиняется единым экологическим закономерностям, которые четко регулируют численность каждого вида в биосфере. В живой природе невозможна длительная перенаселенность – биосфера очень быстро приводит в норму чрезмерно размножившийся вид. Ее действия проходят по разным направлениям.

Так называемые первичные факторы (голод, загрязнение среды, увеличение популяций хищников и паразитов и т. п.) приводят численность вида в норму весьма быстро. За кратковременным периодом интенсивного размножения обязательно следует период повышенной смертности, когда численность вида уменьшается даже ниже первоначальной отметки. После нескольких таких волн колебаний популяция приходит в состояние стабильности, вплоть до нового всплеска. Классическим примером могут служить лемминги, у которых популяционный максимум всегда сменяется минимумом из-за повальной смертности, вызванной стрессом. *«Не та ли участь ждет современного человека, располагающего всем необходимым для коллективного самоубийства?»*, – спрашивает Ян Линдблад в своей книге. *«Нетрудно понять, что нынешнее человечество, скученное в больших городах, должно испытывать постоянный стресс, в корне подрывающий основы совместного проживания как индивидуумов, так и групп»* (Линдблад Я., 1991).

Человечество не позволяет голоду в должной мере влиять на

численность населения, выделяя на борьбу с голодом огромные ресурсы. Эта борьба идет с колоссальным напряжением сил, без учета последствий для биосферы. Поскольку человек – часть биосферы, то ее разрушение – это уничтожение будущего человечества. Кроме того, чем дольше человек сдерживает фактор голода при постоянно возрастающем населении, тем более сокрушительный удар он, в конце концов, может нанести.

Предельная численность людей на Земле при современном уровне потребления, позволяющая биосфере существовать как саморегулирующейся системе, составляет всего 200 млн (Дольник В. Р., 2003). Сейчас эта цифра превышена в 30 раз и продолжает возрастать, что показывает неизбежность скорого начала сокращения численности населения. В экологии и социологии стало весьма модным разрабатывать различные сценарии будущего. Все они не прибавляют оптимизма.

Не останавливаясь на вероятности реализации различных сценариев, рассмотрим, как влияет экологический кризис на поведение человека.

Филогенетические программы поведения человека на фоне перенаселенности

В ходе эволюции Природа выработала не только такие «радикальные» методы, препятствующие перенаселению, как голод, но и «превентивные» программы поведения, направленные на последующее уменьшение численности популяции. Эти программы запускаются после восприятия сигналов неблагополучия для вида в его экосистеме. При действии сигналов перенаселенности у многих видов в природе включаются программы снижения численности, причем сигнал «перенаселенности» действует даже независимо от количества пищи, так как у большинства видов существуют генетические программы минимальной территории. Нарушение этого минимума резко изменяет поведение, стимулирует агрессивность. Если фактор голода человеку пока удается сдерживать, то поведенческий фактор неподвластен даже кратковременной регуляции.

Человек по своему филогенетическому наследию не выделяется особой агрессивностью. То, что он стал одним из самых агрессивных существ на Земле, – следствие возмущения биосферы перенаселенностью, мощный сигнал надвигающегося коллапса.

Универсальным сигналом экологического неблагополучия в природе является аутоагрессия. Ее не следует понимать слишком

буквально. У животных она может проявляться в апатии, утрате осторожности и потребности в гигиене. Все это порождает массовую гибель от хищников, несчастных случаев, паразитов.

У людей аутоагрессия также проявляется в самом широком диапазоне – от апатии до суицида. К аутоагрессии можно отнести и такие «родимые пятна» цивилизации, как алкоголизм, наркомания, психоразрушающая музыка. Периодически повторяющиеся бунты, революции, погромы неразрывно связаны с феноменом утраты осторожности. Чем выше плотность населения, тем легче распространяются «психические» эпидемии.

Весьма широк диапазон воздействий на половое поведение и процессы размножения. При чрезмерном увеличении численности у животных деформируется родительское поведение. Животные перестают заботиться о потомстве, а иногда и умерщвляют его. Часто они вообще не размножаются. Даже если потомство появилось на свет и осталось в живых, лишенное родительской заботы, оно вырастает с нарушенными инстинктами и будет еще хуже заботиться о своем потомстве (Тинберген Н., 1978). Постепенно рождаемость снижается, смертность растет.

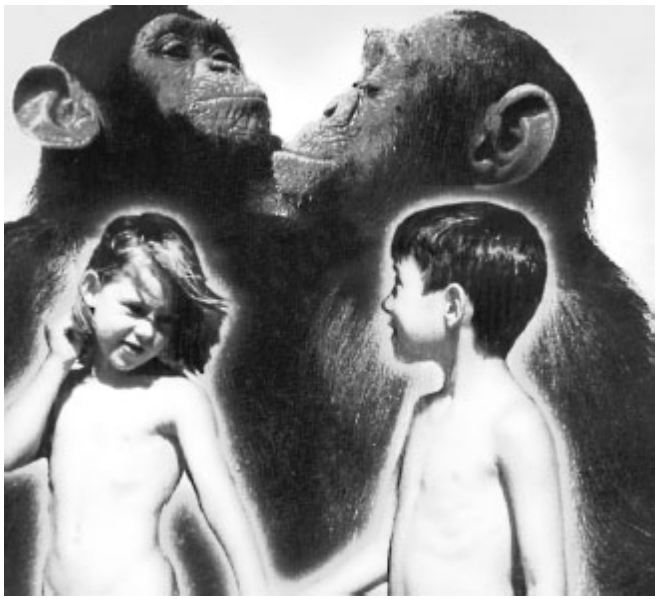
Выраженную деформацию полового поведения мы наблюдаем у человека. Общеизвестно резкое снижение рождаемости в больших городах, сопровождающееся отчуждением и безразличием к своим детям. Урбанизация обычно сопровождается прогрессирующей эротизацией общества, которая неизбежно принимает патологическую направленность. Половое поведение деформируется до такой степени, что часто исключает нормальный процесс размножения. Примерами могут служить такие явления, как гомосексуализм, транссексуализм, садомазохизм, которые в последнее время встречаются все чаще. Отклонения в сексуальной практике, описывавшиеся ранее в специальной медицинской литературе как некая «экзотика», принимают массовый характер.

Весь комплекс изменений поведения в природе преследует одну цель – расслоить популяцию на две части: оставленную жить и обреченную умирать, причем первую часть желательно не ослаблять, а вымирание второй ускорить (Дольник В. Р., 2003).

* * *

Конечно, анализируя филогенетическую детерминацию поведения человека, необходимо учитывать, что она подразумевает широкий спектр модификационной изменчивости под воздействием культурной среды.

Однако во многих аспектах возможность влияния на поведение человека весьма ограничена. Человек «обречен» считаться со своим филогенетическим наследием. Более того, анализ биологической детерминации поведения заставляет по-новому рассмотреть проблемы «свободы воли», «ответственности за свои поступки» и «разумности человека». А. В. Олескин в книге *«Биополитика»* приводит замечательную метафору: *«Юриспруденция и этика не требуют, чтобы мы преодолевали рак или заболевания сердца усилием воли, но предполагается, что мы во всех случаях способны – и должны преодолеть поведенческие расстройства именно таким образом»* (Олескин А. В., 2001).



Глава 10. Эволюция психики и возникновение культуры

Остается загадкой, почему *Homo sapiens*, возникший около 130 тысяч лет назад, в течение многих десятков тысячелетий почти не прогрессировал в области культуры. Но в районе 30–35 тысяч лет назад произошел резкий скачок. Чем это вызвано? Возможно, в предшествующий период происходили эволюционные изменения в тонких структурах мозга, которые позволили осуществить «культурную революцию» (Leakey R., 1994). Но за этот скачок человеку пришлось заплатить определенную «дань».

Рассмотрим по порядку процессы, связанные с эволюцией психики человека.

10.1. Эволюция мозга

Как сказал один из творцов современной молекулярной биологии, лауреат Нобелевской премии Ф. Крик: *«Нет области науки более жизненно важной для человека, чем исследования его собственного мозга»* (Крик Ф., 1982).

Направления эволюции нервной системы

Мозг – структура нервной системы. Появление нервной системы у животных давало им возможность быстро адаптироваться к меняющимся условиям среды, что, безусловно, можно рассматривать как эволюционное преимущество. Общей направленностью в эволюции нервной системы животных являются концентрация и специализация нервных клеток – *нейронов*. Принцип функционирования самих нейронов удивительно сходен у разных таксономических групп.

Концентрация нейронов проявилась в эволюционном процессе **цефализации**, т. е. образовании головного мозга и прогрессирующем возрастании его функциональной роли.

Специализация получила свое выражение в образовании функционально отличных групп взаимосвязанных нейронов. Такая группа называется **нервной сетью**. Если у низших беспозвоночных вся нервная система представляет собой одну нервную сеть, то у человека только в головном мозге можно выделить около 1 млн нервных сетей, каждая из которых включает в себя 10–50 тыс. нейронов, связанных между собой синапсами (Хамори Й., 1985).

В ходе эволюции разнообразных типов нервной системы можно также наблюдать реализацию и совершенствование двух стратегий – ***ригидности и пластичности***.

Ригидность нашла свое наиболее законченное выражение у насекомых. Несмотря на сложность их поведения, оно является жестко запрограммированным. Мозг насекомых можно рассматривать как биологическую «машину» (количество нейронов на единицу массы *у пчелы* в 10 раз больше, чем у человека), позволяющую осуществлять сложнейшие модели поведения без обучения. Но в этом и его слабость, поскольку «регламентированность» не оставляет места пластичности, что мешает насекомым корректировать свое поведение (Мак-Фарленд Д., 1988).

Пластичность подразумевает коррекцию поведения вследствие обучения. У головоногих моллюсков, например *у*

осьминога, концентрация ганглиев образует огромный головной мозг, способный к довольно сложным формам обучения. Высшую интегративную функцию у них выполняют зрительные доли переднего мозга (Батуев А. С., 2005). Однако наибольшей степени пластичности достигает мозг у позвоночных, причем ее возрастание мы можем наблюдать в ряду от рыб до млекопитающих.

Эволюция нервной системы, этапы ее филогенеза у беспозвоночных и позвоночных животных составляет один из крупнейших и ключевых разделов нейробиологии и сравнительной анатомии. Остановимся только на тех моментах, которые необходимы для понимания эволюции психики человека.

Эволюция мозга позвоночных

При сравнительно-анатомическом анализе строения мозга позвоночных наибольшее впечатление производит эволюция полушарий большого мозга. Возникнув как выросты переднего мозга, исключительно в связи с обонятельной рецепцией, они становятся основным ассоциативным центром у представителей высокоорганизованных классов (Ромер А., Парсонс Т., 1992). В эволюции большого мозга важнейшим этапом было образование **коры**, которая появляется уже у представителей класса пресмыкающихся. Рептилии представляют собой тот узловой этап, от которого формируются две независимые филогенетические линии эволюции мозга: ***стриарная***, представленная птицами, и ***кортикальная***, представленная млекопитающими. В очередной раз отметим, что эволюция характеризуется не линейной направленностью, а дивергенцией.

У птиц кора развита слабо, а неокортекс вовсе отсутствует. Эволюция их мозга характеризуется совершенствованием сложной системы стереотипных реакций, т. е. реализацией стратегии ригидности. Но многие птицы проявляют неплохие способности к обучению на основе индивидуального опыта. Резко выделяются в этом плане врановые и попугаи. Однако способности птиц к обучению связаны не с корой. Их контролирует особая область полосатого тела – **гиперстриатум**, аналогичный по своим функциям неокортексу млекопитающих (Ромер А., Парсонс Т., 1992).

У млекопитающих высшие интегральные функции концентрируются в коре полушарий большого мозга. Основную часть коры мозга млекопитающих составляет **неокортекс** (новая кора), возникающий уже у высших рептилий. Эволюция мозга млекопитающих – это, по сути дела, эволюция неокортекса. Новая

кора млекопитающих не только становится больше других отделов мозга, но и берет на себя функции координатора вновь возникающих центров высшей нервной деятельности. Особенно впечатляющих размеров неокортекс достигает у человека: 99 % всех его нейронов составляют вставочные нейроны, образующие гигантское число связей (Хамори Й., 1985).

Параллелизм в эволюции когнитивных функций у позвоночных с разными типами структурно-функциональной организации мозга показывает, что эволюция мозга в разных группах шла независимыми путями с различной скоростью. Поэтому ряд авторов обращают внимание на то, что нельзя переносить наблюдения взаимосвязи структуры и функции отделов мозга с одной таксономической группы на другую (Hodos W., 1982).

В настоящее время существует несколько гипотез эволюции мозга позвоночных, но единой теории пока нет.

Особенности эволюции мозга млекопитающих и человека

Исключительно высокие темпы эволюции мозга млекопитающих, и особенно человека, до сих пор не имеют единого объяснения. Тем более, что для носителей крупного мозга обычно характерны значительные размеры тела, большая продолжительность жизни, малое число потомков. У таких организмов эволюция должна протекать более медленно, но в эволюции мозга млекопитающих мы наблюдаем противоположное явление. Какие мнения существуют на этот счет?

Возможно, что в геноме видов, имеющих крупный и сложный мозг, есть группа исключительно изменчивых генов, которые ответственны за индивидуальные различия способностей и темперамента (Зорина З. А. [и др.], 2002). Особое значение в эволюции мозга всех позвоночных имели изменения в регуляторных генах, о которых говорилось выше. С ними, вероятно, связано резкое увеличение размеров неокортекса у приматов и еще более значительное – у человека (Александров Ю. И., 1997). Это положение имеет большое эвристическое значение для выяснения взаимосвязи между генами, мозгом и поведением.

С другой стороны, необходимо помнить, что давно показана ошибочность популярных представлений о прогрессивном увеличении относительных размеров и сложности мозга в филогенетическом ряду позвоночных (Jerison H., 1973). Ни относительный, ни тем более абсолютный размер мозга не являются критериями когнитивных способностей.

Среди современных млекопитающих выделяют несколько вариантов строения неокортекса, причем имеются представители с резко отличной от других родственных форм морфологией мозга. Так, мозг *ехидны* имеет развитую систему борозд, несмотря на то что однопроходные – это самые низкоорганизованные млекопитающие. Китообразные имеют своеобразную схему распределения сенсорных зон в неокортексе, высокий индекс энцефализации (отношение массы мозга к массе тела), но микроструктура коры демонстрирует низкий уровень организации. При этом *дельфины* (рис. 10.1), в свою очередь, имеют весьма специфичную (уже среди китообразных) структуру мозга и развитую систему ассоциативных связей внутри коры, обусловливающую исключительно сложные формы поведения.

Причиной стремительной энцефализации в эволюции человека, вероятно, послужила уникальная совокупность факторов направленного отбора, среди которых можно выделить следующие:

1. Стереоскопическое зрение на самых ранних стадиях эволюции приматов вместе со сложной моторикой рук, связанные с древесным образом жизни и ловлей мелких животных.

2. Выраженная социальность, обязывающая предугадывать поведение представителей своей группы.

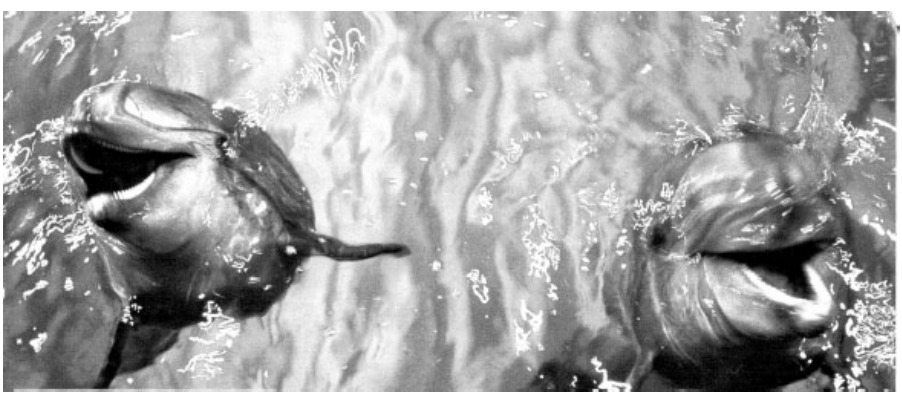


Рис. 10.1. Дельфины

3. Орудийная деятельность.

4. Охота, обусловившая отбор по точности метания, который, в свою очередь, обусловил функциональную дифференциацию мозга.

5. Неоднократное освоение новых экологических ниш.

6. Возникновение речи.

7. Половой отбор по умственным способностям.

Подбор факторов сильно различается в разных концепциях в

зависимости от теоретических предпочтений авторов. Эти факторы энцефализации обусловили в процессе эволюции сложную систему взаимосвязи и взаимозависимости и действовали на разных этапах антропогенеза. Так, надо учесть, что предок человека стал охотником на относительно поздней стадии развития, когда его головной мозг был уже хорошо развит. Возникновение речи также требовало высокого уровня развития мозга.

Всегда нужно помнить и о роли случая в эволюции. Возможно, уникальное совпадение случайных событий и запустило механизм антропогенеза, который привел к современному человеку. Такими событиями могли быть наличие интеллектуально продвинутых гоминид, их предрасположенность к прямохождению в районах резких климатических изменений. Это совпадение и послужило толчком к активной реализации имеющегося интеллектуального потенциала (Вишняцкий Л. Б., 2004). ***Обстоятельства могли сложиться иначе, и тогда эволюция наших предков, возможно, пошла бы по другому пути.***

Интересным моментом в эволюции мозга человека является вопрос характера энцефализации: непрерывный или скачкообразный характер она имела? Многие исследователи считают, что изменения были скачкообразными (в духе сальтационизма), однако делать определенные выводы сейчас еще рано.

Но, пожалуй, самая главная проблема мозга выражена в вопросе американского нейрофизиолога, лауреата Нобелевской премии Д. Хьюбела: *«…представляет ли мозг собой нечто большее, чем чрезвычайно сложную великолепную машину?»* (Хьюбел Д., 1982).

10.2. Мозг и психика

Как связаны живая материальная система и психика? Все ли живое обладает психикой? Является ли наличие нервной системы обязательным условием проявления психического? Если да, то можно ли описать психические явления физиологическими терминами? Можно ли считать психику функцией мозга, утверждать, что мозг порождает наши чувства и мысли? Как связаны психика и поведение? Имеется ли принципиальное различие между психикой человека и животных?

Эти вопросы, перечень которых можно продолжить, не дают покоя человечеству, начиная с давних времен.

Неоднозначность понятия психики

Проблемы, связанные с определением психического и с методами его изучения, особенно сложны. Попробуем дать определение психики.

«Психика определяется либо как психические процессы и состояния, либо как субъективный мир, либо как индивидуальный опыт» (Александров Ю. И., 1997).

«Психика – свойство высокоорганизованного мозга воссоздавать внутренний образ действительности, воспринимаемый отдельно от субъекта» (Батуев А. С., 2005).

«Психика – проявление мозговой активности, включающее сознательные и бессознательные процессы, управляющие поведением» (Палмер Дж., Палмер Л., 2003).

«Психика – особая форма отображения субъектом объективной реальности» (Психологический словарь, 1997).

«Психика – форма отражения, позволяющая организму адекватно ориентировать свою активность по отношению к компонентам среды» (Фабри К. Э., 1993).

Список определений можно продолжать очень долго. Такая разноголосица отнюдь не радует.

Психика – предмет изучения психологии, для которой субъективность и неоднозначность употребления терминов стала традицией. Петербургский психолог В. В. Никандров метко замечает на этот счет: *«Для психологии терминологическая неясность и неразбериха – норма»* (Никандров В. В., 2003). Это же мы находим и у автора многих книг по проблеме сознания В. М. Аллахвердова: *«В психологии вообще нет ясных и общепринятых определений практически всех важнейших терминов. Крайне загадочны определения психики, эмоций, памяти…»* (Аллахвердов

В. М., 1999). Почему так происходит? Можно согласиться с В. В. Никандровым: *«Чрезмерная множественность мнений в психологии отражает…отставание научного синтеза от анализа, теоретического обобщения от эмпирического исследования, систематизации знаний от накопления фактов»* (Никандров В. В., 2003). Интересно вспомнить, что психологические термины принципиально не использовались в лабораториях И. П. Павлова, который во всем любил четкость и конкретность.

Терминологическая неопределенность в психологии, безусловно, мешает теоретической разработке проблемы психики, имеющей общеметодологическое значение.

Обилие сложных и нерешенных вопросов в проблеме психики толкнуло некоторых авторов (а среди них и ученых с мировым именем) на позицию признания отдельной психической реальности. Так, с точки зрения лауреата Нобелевской премии австралийского нейрофизиолога Дж. Экклса, мозг – это устройство для взаимодействия с «ментальными мирами», под которыми и понимается «психическое» (Eccles J., 1989). Похожих «идеалистических» взглядов придерживались и такие выдающиеся нейрофизиологи, как лауреат Нобелевской премии Ч. Шеррингтон (1857–1952) и основатель современной нейрохирургии У. Пенфилд (1891–1976).

Согласно теоретическим установкам эволюционной психологии, человеческая психика – это специализированный механизм мозга, возникший в филогенезе для решения проблем адаптации, т. е. регуляции поведения. Сложные когнитивные функции могли возникнуть в процессе эволюции только после образования адекватных специализированных нервных структур, для чего, в свою очередь, требовались специфические гены. Поскольку эти гены возникают в ходе адаптивной эволюции, можно считать, что психические функции на ранних этапах антропогенеза сформированы естественным отбором (Cosmides L., Toody J., 1992). Примем это положение за рабочую гипотезу, понимая, что в настоящее время любой выбор несет в себе изрядную долю субъективизма.

Палеопсихология

Приняв за основу эволюционный критерий психики, можно попытаться проанализировать ее становление у предков человека. Психика ископаемых гоминид может быть исследована только посредством экстраполяций, поэтому реконструкция первобытного мышления в антропогенезе является, безусловно, необычайно трудной задачей.

Известный антрополог В. П. Алексеев выделяет 4 источника для такой реконструкции (Алексеев В. П., 1984).

1-й источник – историко-психологический анализ отдельных социальных и этнических групп. Главный недостаток метода – его субъективность, сложность получения однозначных результатов. Так, уже более века идет спор о связи психологии современных первобытных народов и стадий развития первобытного общества.

2-й источник – анализ зоопсихологических наблюдений. Здесь основную сложность представляет широчайшая амплитуда взглядов исследователей (от полного признания до полного отрицания мыслительных способностей у животных). Теоретическое истолкование полученных данных больше зависит от приверженности автора определенной теории, чем от самих фактов.

3-й источник – исследование морфогенеза структур мозга в эволюции. Возражением может служить неоднозначность связи морфологии и психики, структуры мозга и его функции. Очень важно помнить, что темпы биологической и культурной эволюции у человека не демонстрируют устойчивого параллелизма.

4-й источник – археологические данные. Интерпретация материальных остатков с целью реконструкции духовного мира их создателей – довольно перспективный подход, который осложняется фрагментарностью находок.

В рассмотренной схеме для реконструкции психики древнего человека два источника из четырех (анализ этнических групп и археологические данные) являются сферой исследований культурной антропологии. С этим разделом антропологии мы познакомимся ниже.

Однако лауреат Нобелевской премии Ф. Крик предостерегает от излишней увлеченности экстраполяцией при изучении психики. По его мнению, подход к мозгу как к «черному ящику» явился главной причиной «ненаучности» современной психологии, поскольку результаты наблюдений сложного «черного ящика» могут быть одинаково убедительно объяснены несколькими альтернативными теориями (Крик Ф., 1982).

Психика и поведение человека – эволюционный подход

Эволюционный критерий психики подразумевает ее адаптационную роль в эволюции, неразрывную связь с поведением, филогенетическую детерминированность.

Если на ранних этапах антропогенеза эволюция психики человека не имела особых отличий от эволюции психики

животных, то на поздних этапах она приобретала все более специфическую направленность. Исключительно быстрое развитие когнитивных способностей имело не только позитивный эффект. Оно сопровождалось рядом взаимосвязанных негативных процессов.

В этом плане весьма интересен кибернетический подход. Так, нерациональность и неадекватность человеческого поведения можно рассматривать как свойство, возникшее в связи с избыточной сложностью нашего мозга и функциональной несогласованностью различных его областей (Клименко Р. Е., 1994).

Об избыточной сложности мозга говорил еще основатель кибернетики Н. Винер: *«…человеческий мозг, вероятно, уже слишком велик, чтобы он мог эффективно использовать свои возможности… Быть может, мы стоим перед одним из тех природных ограничений, когда высококвалифицированные органы достигают уровня нисходящей эффективности и, в конце концов, приводят к угасанию вида»* (Винер Н., 1983). Другой теоретик кибернетики Р. Эшби подчеркивал, что нереализованный потенциал системы приобретает деструктивную направленность (Ashby R., 1956).

Эти взгляды согласуются с постулатами теории эволюции. С эволюционной точки зрения чрезмерно высокий уровень организации, не соответствующий условиям данной среды, уменьшает приспособленность организмов к существованию в ней.

Давно известно явление прогрессивного укрупнения организмов или их органов в ходе эволюции. Яркими примерами могут служить гигантские динозавры, третичные млекопитающие, палеозойские амфибии и насекомые, клыки саблезубых кошек, рога ирландского оленя. Такое направление, подробно проанализированное нашим выдающимся эволюционистом И. И. Шмальгаузеном, обычно заканчивается вымиранием группы (Шмальгаузен И. И., 1969). Гигантизм – это резкое сужение адаптивной зоны. Развитие мозга человека многими эволюционистами также рассматривается в русле гипертрофии органа (Бердников В. А., 1991).

Еще одна направленность – это тенденция иррационального в психике, которая прошла через всю историю человечества. Иррациональное издавна привлекало представителей самых разных наук: культурологии, психологии, психиатрии, философии. Подробно рассмотрены явления магии, религии, мифа, необычных состояний сознания. Благодаря усилиям психоаналитиков, бессознательное давно признано

неотъемлемым атрибутом психики. По-своему подошел к этой проблеме основоположник отечественной нейрогенетики С. Н. Давиденков (1880–1961), который, в первую очередь, обратил внимание на необъяснимо частые срывы в работе мозга человека. Признавая отрицательное влияние «выключения» естественного отбора на развитие нервной системы, способствующее сохранению в популяции разнообразных отклоняющихся вариантов, он также подчеркивал роль культа невротических реакций в традициях магии и шаманизма первобытного общества: *«…истерия первобытных народов начала принимать стабильную и узаконенную форму»* (Давиденков С. Н., 1947). Вполне возможно, что невротизация психики человека явилась следствием направленности эволюции мозга на когнитивные способности. Интересно отметить, что селекция лабораторных животных на когнитивные способности часто сопровождается параллельной невротизацией, что создает селекционный барьер.

Хотя проблема видоспецифического, генетически детерминированного поведения была подробно рассмотрена в предыдущей главе, один пример может быть исключительно наглядным для понимания роли биологического фактора в психике человека. Сенсационное открытие в 1955 году у крыс «центра удовольствия» в гипоталамусе стимулировало проведение исследований в этом направлении. Было показано, что обезьяны и человек также имеют «центр удовольствия» и способны отказаться от самого необходимого для поддержания жизни ради стимуляции этого центра. У человека «поощрительная система» (ее функционирование во многом связано с выделением нейромедиаторов *норадреналина, дофамина* и др.) решающим образом влияет на поведение. Необратимость патологического поведения наркоманов связана именно с постоянным стимулированием «центра удовольствия» (Хамори Й., 1985). Открытие неконтролируемого доступа к поощрительной системе, совершенного в ходе развития цивилизации (а в природе эта система находится под строгим контролем) имело катастрофические последствия. «Психофармакологическое будущее» человека – излюбленная тема писателей-фантастов.

Таким образом, вполне возможно, что в эволюции психики человека сфокусировались несколько самостоятельных негативных явлений: неадаптивность филогенетического наследия человека в условиях цивилизации, «выключение» естественного отбора, «кризис сложности», гипертрофия функции, прогрессирующая невротизация, манипулирование психикой. Неудивительно, что весьма популярным стало выражение английского философа и писателя А. Кестлера (1905–1983):

«Человек – ошибка эволюции». В русле этого изречения сформировался гигантский поток литературы (научной, научно-популярной, художественной), демонстрирующей нерациональность поведения человека.

10.3. Феномен сознания

Признание эволюционных истоков психики человека не объясняет возникновения ***Сознания*** – второй величайшей загадки природы наряду с явлением ***Жизнь***. Иногда сознание представляют «целью» эволюции психики. Однако такой взгляд можно охарактеризовать как телеологическую ошибку, т. е. убежденность в том, что признаки изменяются ради какой-то изначальной цели. Склонность к телеологическим ошибкам – побочный продукт эволюции умственных способностей человека.

Сложность определения сознания

Что такое сознание? Общепринятого определения нет, хотя под этим словом обычно понимается «высшее проявление» психики, связанное с абстракцией, с отделением себя от среды (Александров Ю. И., 1997). Согласно П. В. Симонову (1926–2004), сознание есть оперирование знаниями, т. е. способность к направленной передаче информации в виде условных абстрактных символов (Симонов П. В., 1987). Ключевым атрибутом сознания является ощущение собственного «Я», которое хорошо проверяется узнаванием себя в зеркале (Eccles J., 1980). Нет никаких доказательств, что сознание является закономерным этапом развития психики. Нобелевский лауреат Дж. Экклс считает, что сознание – это побочный продукт эволюции неокортекса (Eccles J., 1989).

В англоязычной литературе обычно выделяют понятия: *consciousness* (сознание), *awareness* (осознание), *self-awareness* (самосознание) – однако четких определений каждого понятия также нет. Сюда можно добавить и такие термины, как *mind* (разум), *intelligence* (ум), *intellect* (интеллект), без четких границ для каждого из них.

Проблема наличия сознания у животных

Необычайно широк спектр научных представлений по поводу наличия сознания у животных – одной из острейших проблем в истории биологии.

Сразу необходимо отметить, что даже способность животных сообщать о своих действиях и подражать действиям других еще не означает наличия сознания. Подражание животных друг другу может быть следствием генетически детерминированной

активности, а не высокого интеллекта (Мак-Фарленд Д., 1988). Так, привлечение к пище или, наоборот, избежание ее мы можем наблюдать у самых разных животных.

Передача информации от одного поколения к другому негенетическим путем зависит от способности к обучению. Как связана эта способность с сознанием? Простым формам поведения животные обучаются вследствие условий их воспитания. Благоприятные для такого воспитания чувствительные периоды обычно приходятся на самые ранние этапы жизни. В это время и перенимаются навыки от своих родителей. Если критический период не был использован для научения, то в дальнейшем животные обычно уже не могут освоить данное действие. Поэтому на вопрос о связи простых форм обучения с сознанием нужно ответить отрицательно.

Сложность вопроса наличия сознания может продемонстрировать пример, приводимый известным этологом Д. Мак-Фарлендом. У людей с повреждением участков мозга, связанных с опознанием зрительных сигналов, происходит рассогласование между осознанным и неосознанным восприятием. Эти люди заявляют, что они ослепли и не видят предметов, но когда их просят показать их, они делают это весьма точно, поскольку другие участки мозга, участвующие в обработке зрительной информации, у них действуют нормально (Мак-Фарленд Д., 1988).

В настоящее время многие ученые допускают наличие мышления или даже сознания (при всей неопределенности этого термина) у животных, особенно у человекообразных обезьян, о чем уже говорилось в предыдущих разделах. Анализ орудийной деятельности в западно-африканской популяции шимпанзе заставляет считать, что она имеет не инстинктивный и не условно-рефлекторный, а достаточно сознательный характер, обнаруживая явные черты планирования (Козинцев А. Г., 1997). Для отличия от мышления человека советский физиолог Л. В. Крушинский (1911–1984) предложил термин «рассудочная деятельность» как способность животного связывать явления внешнего мира в определенные закономерности и оперировать ими для формирования программ адаптивного поведения (Крушинский Л. В., 1986).

Нейробиологические подходы к проблеме сознания

Долгое время в науке господствовала идея наличия в головном мозге «командного центра», управляющего остальными отделами. Однако затем она была заменена концепцией

«модульного мозга», согласно которой мозг имеет свои единицы переработки информации – **модули**. Модули, состоящие из функциональных единиц – колонок нейронов, в свою очередь, группируются в более крупные зоны.

Поскольку процесс переработки информации проходит параллельно по многим каналам, деление коры мозга на зоны несколько условно. В зависимости от получаемой в данный момент информации модули могут перераспределяться между различными зонами. Поэтому повреждения коры мозга часто не уничтожают какую-либо функцию, а только ухудшают ее. Процесс восстановления зависит от способности модулей и их подгрупп к новому объединению. Для анализа сознания здесь может быть важно то, что для абстрактного заключения необходима деятельность всей «распределительной» системы мозга в целом (Блум Ф. [и др.], 1988). Не стоит тратить усилия на поиски «центра сознания».

Кора головного мозга постоянно имеет дело как с вновь поступающей информацией, так и с информацией, сохраненной в памяти. Непрерывный просмотр и сравнение воспринимаемых образов текущей информации из внешнего мира с внутренними образами и составляют предполагаемую основу сознания (Блум Ф. [и др.], 1988). В нейрофизиологии весьма популярна гипотеза «повторной сигнализации», предполагающая повторный вход возбуждения в исходную группу нейронов с последующим синтезом информации из других групп нейронов и из внешней среды (Edelman G., 1989).

Процессы внутри коры в данном подходе рассматриваются как материальная основа сознания. Эти процессы, возможно, представляют способность нервной системы взаимодействовать со своими внутренними состояниями как с «независимыми сущностями» (Матурана У., 1996), что и послужило основой для возникновения сознания. Эту интересную гипотезу косвенно подтверждают некоторые психологические наблюдения, в частности феномен так называемого раздвоения личности.

После фундаментальных работ выдающегося нейрофизиолога Р. Сперри (1913–1994) понятие функциональных различий двух полушарий мозга, более того, двух разных сознаний, стало общепринятым (Sperry R., 1969). Оба сознания сосуществуют у каждого человека и, благодаря тесной взаимосвязи, влияют друг на друга. Единое сознание, состоящее из двух качественно разных компонентов, – сугубо человеческое свойство мозга. После открытия этого феномена сразу встал вопрос, который до сих пор продолжает волновать ученых: чего больше в этом взаимодействии – сотрудничества или соперничества (Хамори Й.,

1985). Возможно, предпосылкой сознания является специфическое взаимодействие между совокупностями информации, перерабатываемыми по отдельности двумя разными полушариями (Адам Д., 1983).

Р. Сперри являлся активным сторонником **эмерджентного подхода** к проблеме сознания. Такой подход берет начало с теории «эмерджентной эволюции», предложенной С. Александером (1859–1938) и К. Лойд-Морганом (1852–1936). Концепция «эмерджентной эволюции» гласит, что взаимодействие между элементами на одном уровне приводят к качественно новым явлениям на другом уровне. Эта концепция как бы противоположна редукционистскому подходу. Эмерджентное свойство представляет собой историческое новообразование, принципиально не сводимое к его составляющим (Сперри Р., 1994).

Одним из важнейших «ключей» к пониманию природы сознания является раскрытие механизмов памяти – самой интригующей области современной нейробиологии. Желающих познакомиться с направлениями исследований в этой перспективной области можно отослать к увлекательно написанной книге С. Роуза «Устройство памяти» (Роуз С., 1995).

Психологические аспекты парадоксов сознания представлены в замечательной книге В. М. Аллахвердова «Методологическое путешествие по океану бессознательного к таинственному острову сознания» (Аллахвердов В. М., 2003).

В заключение этого краткого обзора отметим точку зрения английского математика Р. Пенроуза. В своей знаменитой книге «Новый ум короля», указывая на отсутствие фиксированных отношений между нейронами, он приходит к выводу, что мы **никогда** не сможем понять работу мозга и разума путем анализа (Penrose R., 1990).

Язык и речь в антропогенезе

У человека сознание неразрывно связано с речью. Любое когда-либо существовавшее человеческое сообщество имело речь, построенную по определенным правилам. Язык человека отличается от языка животных совокупностью характеристик, хотя его отдельные признаки могут быть в наличии и у животных. Именно благодаря языку у человека появилась возможность сохранения и накопления знаний, что, в конечном счете, и послужило главной причиной возникновения цивилизации. Но как же возникла речь?

Еще Ч. Дарвин высказал предположение, что

лингвистические способности человека возникают в результате естественного отбора. Безусловно, для этого были необходимы анатомические предпосылки и соответствующий уровень развития мозга. С точки зрения эволюционной психологии, речь возникает для укрепления общественных связей как средство поддержания порядка в большой группе (Dumbar R., 1996).

Однако проблема возникновения речи, несмотря на огромные усилия ученых, еще далека от разрешения. Многие исследования заставляют усомниться в эволюционной преемственности человеческой речи от вокализации обезьян. Нейрофизиологические данные указывают на участие в этих процессах разных отделов мозга. Вокализация обезьян, вероятно, гомологична не речи человека, а непроизвольным звукам, связанным с эмоциями. Речь – эволюционно самостоятельная функция мозга. Благодаря высоким потенциальным возможностям мозга наших предков, они смогли выработать новую систему вокализации с самостоятельным мозговым контролем (Козинцев А. Г., 1997).

В 1957 г. американский лингвист Н. Хомский в своей книге «Синтаксические структуры» впервые обосновал теорию о биологической основе не только возникновения речи, но и фундаментальных принципов языка. Согласно ей, структура речи определяется свойствами, присущими речевой коре мозга. Все человеческие языки имеют единую структуру. Дети рождаются не просто со способностями научиться языкам, а имеют врожденную универсальную грамматику, состоящую из множества грамматических правил, ***которым не надо учиться***. Эти правила управляют овладением конкретной грамматикой того языка, который окружает ребенка в определенный критический период его жизни. Обучение речи – это реализация врожденного свойства формирования связей между наследственными структурами. Пропуск критического периода в детстве невозможно компенсировать в дальнейшем.

Теория Н. Хомского, встреченная гуманитариями с негодованием, в последующем доказала свою правоту и нанесла решающий удар по бихевиоризму в языкознании.

Н. Хомский, один из крупнейших ученых XX века, подверг резкой критике современную гуманитарную науку, в особенности психологию. В своей итоговой книге «Язык и проблема знаний», подчеркивая роль вербального творчества для понимания природы человека, Н. Хомский пишет: *«… мы всегда будем узнавать о человеческой жизни и личности из романов, а не из научной психологии»* (Chomsky N., 1988). Интересно отметить, что похожие мысли мы находим у основателей психоанализа

(Малашкина М. М., 2002). З. Фрейд, К. Г. Юнг, Э. Берн, Р. Мэй, читая и перечитывая классиков литературы, не раз задавали себе вопрос: *а нужна ли вообще такая наука – психология?*

Многочисленные исследования подтверждают биологические основы человеческого языка. Речь человека – одна из удивительнейших загадок биологии. Эта уникальная особенность не зависит от объема мозга. При такой редкой генетической патологии, как микроцефалическая карликовость, рост взрослого человека составляет около 60 см, а мозг – меньше мозга шимпанзе. Но, несмотря на это, карлики пользуются речью (Грегори Р. Л., 2003). Вероятно, для наличия речи большее значение имеют не размеры мозга, а особенности его структуры. Одной из таких особенностей является функциональная асимметрия.

Даже такое свойство языка, как способность формировать понятия, возможно, является следствием естественного отбора. Способность правильно распознать и классифицировать жизненно важные феномены является весьма полезной биологической адаптацией (Caramazza A., 2000).

Именно благодаря языку стало возможно культурное развитие человечества. Культуру, во всех ее аспектах, рассматривает особый раздел антропологии – культурная антропология.

10.4. Культурная антропология и палеопсихология

Речь и сложные когнитивные способности человека были важнейшими факторами для развития культуры. Что же такое **культура**? Как и в случаях «психики» и «сознания» дать четкое определение весьма сложно. В самом широком смысле культура есть совокупность социально передаваемых продуктов человеческого труда и мысли.

Культурная антропология как наука

Культурная антропология – это наука, изучающая динамику развития культуры и механизмы ее передачи в составе социальных и этнических групп. Немногие науки имеют столько школ и направлений, как культурная антропология. В этом отношении она не уступает даже психологии. Одной из причин такого множества является уже отмеченная сложность и неоднозначность понятия «культура». Так, в американской культурной антропологии наметилась тенденция рассмотрения культуры как системы символов, что, с точки зрения европейских ученых, значительно сужает это понятие.

В настоящее время под словом «антропология» часто понимается (особенно в западной литературе) именно культурная антропология, которая претендует на роль интегральной науки о человеке. Однако нельзя констатировать ее взаимопонимание с биологическими подходами к эволюции человека и его психики. Эволюционная природа психики часто игнорируется представителями социальных наук, получая у них ошибочное истолкование. Для западной гуманитарной традиции типично рассмотрение понятий «психика» и «душа» как синонимов. Этот факт может объяснить, почему эволюционная психология, возникшая в конце XX века, как и предыдущие направления, рассматривающие биологическую природу человека, вновь встретила критику ученых-гуманитариев.

Однако культурная антропология внесла большой вклад в понимание природы человека. Культурная антропология обогатила наши знания гигантским массивом знаний и наблюдений о человеке, его этническом и культурном разнообразии, показала уникальность каждой культуры, нелинейный характер ее эволюции.

В заключение хотелось бы коснуться проблемы

терминологии. Немецкий ученый-эволюционист П. Мейер в рамках такого направления, как «биосоциология», рассматривает коэволюцию двух уровней организации человека: «биосоциального» (эволюционно-биологического) и «психокультурного» (специфического для человека). В этой концепции, несмотря на всю условность выделения уровней, можно приветствовать предложенную терминологию. Она позволяет порвать с давней (и, к сожалению, укоренившейся) традицией противопоставления «биологическое – социальное». «Социальное» является не антагонистом, а ***производным биологического*** и присуще многим социальным животным. Специфику социального у человека, выраженную культурой, необходимо четко отграничить от «социального биологического», и терминология П. Мейера, наконец-то, позволяет это сделать (Meyer P., 1987).

Проблемы палеопсихологии в трудах классиков культурной антропологии

Поскольку история научной дисциплины во многом есть совокупность биографий ее создателей, мы кратко рассмотрим концептуальные установки классиков антропологии, акцентируя внимание на их подходах к проблеме палеопсихологии.

Английский этнограф Э. Тайлор (1832–1917) был одним из основателей антропологии, первым профессором и организатором кафедры с таким названием. В то время не было разделения антропологии на физическую и культурную. Труд Э. Тайлора «Первобытная культура» (1871) можно считать первым трактатом по антропологии.

Э. Тайлор уподоблял развитие культуры биологическому развитию, поэтому направление, созданное им, получило название эволюционизма. Эволюцию он рассматривал как саморазвитие идей, строя эволюционные ряды отдельных элементов культуры. Он считал, что представления первобытного человека о душе являются источником представлений о духе и религии.

Дж. Фрезер (1854–1941) был учеником Э. Тайлора. Он составил классификацию мистических и колдовских представлений и приемов, выводя их из психологических ассоциаций. Предложил несколько теорий возникновения тотемизма. Выявил связь между первобытными мифами и религиями первых классовых обществ. Интересно его замечание о мыслительных процессах: *«Колдун никогда не подвергает анализу мыслительные процессы… никогда не размышляет над*

заключенными в них абстрактными принципами. Как и большинство людей, он рассуждает так же, как переваривает пищу – в полном неведении относительно физиологического процесса пищеварения» (Фрезер Дж., 1980).

Творчество Дж. Фрезера, особенно его итоговый труд «Золотая ветвь» (первое издание – 1898 г.), активно способствовало включению антропологии в западную культуру.

Американский антрополог Ф. Боас (1858–1942) первым выделил само направление – «культурная антропология». Он особо подчеркивал специфику отдельного народа, его языка, культуры. Отрицал законы развития общества, периодизацию истории, критерии прогресса, отдавая предпочтение описанию фактов, рассматривая каждое культурное явление как уникальное. Его программная книга – «Ум первобытного человека» (1926) – стала классикой культурологии.

Ученица Ф. Боаса Р. Бенедикт (1887–1948) является основателем внутри культурной антропологии направления, известного как «культуральная психология». В своей главной книге «Паттерны культуры» (1934) она приводит типологию культур, основанную на категориях психопатологии и ницшеанской философии. Согласно концепции Р. Бенедикт, представители любой культуры интегрируют действительность в рамках установок этой культуры, вне зависимости от фактов реального окружения. После работ Р. Бенедикт взаимосвязь культуры и личности, проявляемая в системах ценностей конкретного общества, стала предметом самых широких исследований.

Французский этнолог и культуролог Л. Леви-Брюль (1857–1939) был ученым редкой эрудиции. В книге «Первобытное мышление» (1910) Л. Леви-Брюль сформулировал две основные концепции.

Концепция коллективных представлений гласит, что сумма традиций культуры данного общества, психологические стереотипы программируют поведение человека. В первобытном обществе отклонение от традиций практически не встречается. И в «цивилизованном» обществе традиции держат человека «крепче», чем может показаться.

Крушение многих традиций в конце XX века ввергло человека в состояние растерянности, было значимым фактором невротизации общества (Тоффлер Э., 2002). Однако Л. Леви-Брюль этого уже не наблюдал.

Концепция сопричастия объясняет ассоциативную связь, которая возникает между представлениями о явлениях внешнего мира при их осознании. Главное следствие из этой концепции

составляет основу теоретического подхода Л. Леви-Брюля. Оно гласит, что мышление первобытного человека и мышление цивилизованного человека – это не две последовательные стадии развития, а две принципиально разные ментальные категории. У первобытного человека «дологическое мышление», поскольку оно не подчиняется законам формальной логики, а подчиняется закону «**партиципации**». По этому закону все явления в природе существуют в разных временных и пространственных измерениях. Л. Леви-Брюль пишет: *«Для первобытного мышления не существует факта, который был бы только фактом… Все воспринимается в комплексе коллективных представлений, в котором преобладают мистические элементы»* (Леви-Брюль Л., 1994).

Выделение первобытного мышления в концепции Л. Леви-Брюля вызвало наибольшие споры и критику. Против принципиальных различий мышления первобытного и современного человека выступили многие известные ученые, в том числе другой выдающийся французский антрополог и социолог К. Леви-Стросс, основатель особого направления – структурной антропологии. Именно ему удалось показать, что мифологическое мышление древнего человека при всей своей специфичности имеет много общего с мышлением современного человека. С самого начала оно было рационально и глубоко метафорично. Анализ метафоричности архаичных мифов, проведенный К. Леви-Строссом, показал значение мифологии в развитии различных видов искусства (Леви-Стросс К., 1986). Интересно отметить, что с его точки зрения наука и магия – это просто разные способы организации картины мира и получения знаний о нем. Эти способы, по Леви-Строссу, основаны на одних и тех же базовых мыслительных процессах.

Аналогичные взгляды высказывал еще один французский ученый А. Леруа-Гуран (1911–1986), посвятивший свои труды вопросам эволюции культуры. Он пишет: *«…с самого начала Homo sapiens вел себя так же, как современный человек… Его жилища, искусство, украшения создают такую интеллектуальную атмосферу, в которой мы сразу узнаем себя»* (Леруа-Гуран А., 1971).

Английский антрополог А. Радклифф-Браун (1881–1955) был выдающимся лектором. Преподавательская деятельность принесла ему необычайную популярность. Его основные работы, собранные в книге «Структура и функция в первобытном обществе» (1952), ставят задачу превратить антропологию в естественную науку об обществе, подчеркивая роль биологических закономерностей.

На роли бессознательного в эволюции психики у человека было сконцентрировано внимание основателя психоанализа З. Фрейда (1856–1939). В последующем эта тема также активно обсуждалась в работах других психоаналитиков. Особенно большое внимание ей уделял основатель «аналитической психологии» К. Г. Юнг (1875–1961), который развил учение о коллективном бессознательном, в образах которого – «архетипах» – он видел источники общечеловеческой символики (мифов, сновидений). В своей концепции К. Г. Юнг во многом опирался на работы Л. Леви-Брюля (Юнг К. Г., 1995). Несмотря на всю умозрительность концепции «архетипов», она перекликается с исследованиями генетических истоков психики. Так, анализ такой иррациональной характеристики, как страх, показал, что различные стимулы далеко не равнозначны для его возникновения. Существует врожденная предрасположенность на определенные стимулы, которые вызывают страх легче, чем другие. Механизм такого наследования не более понятен, чем версия «архетипов».

Хотя теоретические интерпретации психоаналитиков подверглись справедливой критике, их несомненная заслуга заключается в привлечении внимания к проблеме бессознательного. В этом же русле можно рассматривать работы российского историка Б. Ф. Поршнева (1905–1972) о роли суггестии и контрсуггестии в формировании психологических особенностей первобытных групп (Поршнев Б. Ф., 1976).

10.5. Мифология и искусство в русле культурной антропологии

Наличие общего в различных областях культуры (религии, мифологии, искусстве, мировоззрении) у самых разных народов указывает на универсальные аспекты человеческой психики, на их филогенетические истоки.

Мифология

Мифы можно рассматривать как символическую, знаковую систему, которой описывается внешний мир. В них переплетены элементы религии, искусства, философии и науки. Для мифа характерна замена причинно-следственных связей *прецедентом*. Научному принципу объяснения в мифах противопоставляется начало во времени.

Сравнительно-исторический подход в мифологии позволил установить, что в чрезвычайно разнообразных мифах народов мира целый ряд тем и сюжетов повторяется. Типичны мифы о происхождении Солнца, Земли, Вселенной, человека, животных, социальных институтов. Характерной чертой мифа является очеловечивание всей природы. Немецкий психолог Ф. Кликс (в 1980 году он был избран президентом Международного союза психологических наук) писал: *«Мифы интерпретируют все по образу и подобию человека. Побуждения животных сходны с мотивами людей, растения разговаривают, у камней обнаруживаются те или иные желания. Мифы объясняют действие сверхъестественных сил. Тем самым они обосновывают магию, задачи которой состоят в создании желаемого будущего»* (Кликс Ф., 1983).

Возникновение мифов – один из сложных и до сих пор не решенных наукой вопросов. Существует множество теорий происхождения и роли мифов, причем их авторы нередко коренным образом расходятся во взглядах. В первобытном обществе мифология представляла собой основной способ познания мира. Содержание мифа мыслится первобытным человеком вполне реальным, на противоречия не обращается внимание, различие между реальным и сверхъестественным отсутствует. Вместе с этим с самого начала мифы затрагивают широкий спектр глобальных вопросов мироздания.

Несмотря на развитие науки и образования, мифологическое мышление сохраняется и у современного человека (Тоффлер Э.,

2002). Это указывает на его глубинные филогенетические корни.

Искусство

Искусство – важнейшая составляющая человеческой деятельности. Это область исследований множества наук – социологии, психологии, культурологии, искусствоведения. Существует несметное число теорий искусства, рассматриваемых в этих науках, которые анализируются в специальных руководствах и выходят за рамки данного пособия.

Искусство доисторического периода начало стремительно прогрессировать около 30 тыс. лет назад. Одна из первых находок пещерной живописи была сделана в Испании, в 1879 году, в Альтамире. Мастерство древних художников, изящество изображений, утонченность форм поразили ученых.

Наиболее часто на изображениях встречаются животные. Отсутствует прямая связь частоты изображения животных и охоты на них. Излюбленным объектом изображения являются опасные могучие животные, вероятно, символизирующие силу и мощь. Однако подлинных намерений первобытных художников мы уже никогда не узнаем. Схожесть в художественном изображении предметов, обнаруженных на огромных территориях в течение тысячелетий, наводит на мысль об их ритуальном значении.

С точки зрения эволюционной психологии, искусство возникло как выражение индивидуальных особенностей для привлечения брачных партнеров и повышения социального статуса. Позже искусство стало основой ритуалов и традиций, обеспечивающих групповую сплоченность (Палмер Дж., Палмер Л., 2003).

На особую «организующую» роль искусства указывает известный эволюционист П. Мейер: *«Культурные традиции, язык, символы были теми цементирующими факторами, которые воспрепятствовали центробежной тенденции при укрупнении малых социальных групп – главного фактора образования государства»*. Все остальные выделяемые факторы: «вождизм», социальная ритуализация, «инструментализация войны», прогрессирующая стратификация и многие другие – являются производными этого главного фактора (Meyer P., 1987).

Схожие мысли высказывает один из «классиков» этологии человека И. Эйбл-Эйбесфельдт. Он считает, что важнейшие функции искусства – это утверждение общих идеологических норм и ценностей, а также идеологическое внушение. Вероятно, множество наскальных изображений, оставленных художниками каменного века, также предназначалось для внушения членам

групп чего-то общего. Искусство – мощное средство для сплочения «своих» с помощью групповых символов. Оно служит для человека стимулятором сенсорной активности, удовлетворяет стремление к открытию нового, к расширению психологического опыта (Эйбл-Эйбесфельдт И., 1995).

Хотя способностью к эстетическому восприятию обладают высшие животные, искусство – явление сугубо человеческое. Где его эволюционные корни? Что такое прекрасное? Почему какие-либо предметы, явления или существа кажутся нам красивыми? Чтобы ответить на эти вопросы, необходимо знать некоторые физиологические особенности нашего восприятия.

Как показали исследования гештальтпсихологии, наше восприятие – это активный процесс отыскания порядка, сортировки и объяснения. Оно особо «направлено» на отыскание правильности и симметрии. В воспринимаемом мы ищем упорядоченности и получаем от нее удовольствие. Это, вероятно, общий принцип переработки информации нашим мозгом. По проблеме восприятия прекрасного написаны горы книг, в которых рассматриваются конкретные примеры (Николаенко Н. Н., 2001; Николаева Е. И., 2003).

Возможно, эстетическое чувство является вариантом гештальт-восприятия и характерно не только для человека.

Возможно, что искусство возникает для отображения универсальных биологически детерминированных образов, составляющих важную часть психики человека.

Искусство, как и наука, стремится дать свою, достаточно обоснованную на данный момент картину мира. Оно поощряет поиски новых взглядов и новых подходов к действительности.

Глава 11. Экологические закономерности в природе

Экология – это наука, изучающая организацию и функционирование надорганизменных систем. В настоящее время ей уделяется самое пристальное внимание, в связи с чем экология включена в учебные планы многих направлений и специальностей. На ряде факультетов приступили к подготовке профессиональных экологов, что объясняется необходимостью принятия срочных мер по охране окружающей среды.

Чрезвычайно важна общетеоретическая роль экологии как одной из наиболее интегральных биологических наук. Основные экологические закономерности, необходимые для понимания процессов функционирования живых систем, мы и проанализируем в этой главе.

11.1. Экология как междисциплинарная наука

Термин «экология» (от греч. *óikos – местообитание*) был предложен еще в 1866 году Э. Геккелем. Возникнув более полутора веков назад как наука об отношениях организмов между собой и с окружающей средой, экология затем весьма расширила свою область исследований. В своих теоретических построениях она объединила достижения ботаники, зоологии, физиологии, биохимии, генетики, теории эволюции, этологии. Неразрывна связь экологии с такими естественными науками, как химия, физика, геология, география. Ни в одной другой биологической науке столь широко не используются математические методы. Исходя из вышесказанного, в настоящее время экология с полным правом может считаться междисциплинарной наукой.

Охватив столь широкий круг проблем, сама экология не могла избежать процесса дифференциации. Как самостоятельные дисциплины из нее выделились *общая экология, популяционная экология, физиологическая экология, эволюционная экология*. Из эволюционной экологии, в свою очередь, выделилась и бурно развивается поведенческая экология, изучающая особенности поведения (выбор пищи, стратегии поведения, брачных партнеров) в разных экологических условиях.

Экология приобрела особое значение как научная основа рационального природопользования и охраны природы. Научно-технический прогресс, породивший экологический кризис, выдвинул на ведущее место *экологию человека* как науку об ответных реакциях человека на факторы внешней среды. Некоторые аспекты экологического кризиса были рассмотрены нами ранее. В целом эта проблема, пожалуй, самая актуальная для судьбы человечества, требует специального разговора, поэтому в данной главе рассматриваться не будет.

11.2. Популяционная экология

Основной структурой теоретических построений экологии является популяция. На популяционном уровне сформулированы базовые экологические понятия и закономерности.

Экологическая характеристика популяции

В природе популяции представляют собой изолированные группы особей одного вида. Изолированность возникает вследствие неравномерности распределения этих особей внутри ареала вида, которая, в свою очередь, обусловлена неравномерностью наличия подходящих условий для существования.

Важнейшим свойством популяции является панмиксия, т. е. свободное скрещивание особей внутри популяции. Именно панмиксия обусловливает признание за популяцией единого генофонда. В строгом виде панмиксия в природе встречается весьма редко, поскольку фактор полового отбора обусловливает ту или иную степень ассортативности. Однако во многих случаях этой «поправкой» можно пренебречь. Важно, что вероятность скрещивания внутри популяции превышает вероятность скрещивания с особями других популяций.

Каждая популяция характеризуется определенными параметрами. Основными из них являются ареал, численность и демографическая структура. Эти параметры претерпевают изменения в результате динамических популяционных процессов.

Ареал представляет собой территорию, которую занимает популяция. Этот критерий служит источником больших сложностей для исследователя. Далеко не всегда можно четко очертить ареал популяции. Он может расширяться и сужаться, что в значительной степени определяется подвижностью особей. Особую сложность представляют популяции массовых видов, занимающих обширные территории или акватории. В таких случаях экологи обычно работают с частью популяции, экстраполируя полученные данные на всю популяцию.

Средняя ***численность популяции*** является одним из важнейших показателей. Часто она подвержена значительным колебаниям. У крупных животных или растений популяция может быть представлена единичными экземплярами, а у некоторых мелких организмов исчисляется миллионами. Для подсчета численности популяций разработаны специальные математические модели.

Демографическая структура популяции – это соотношение числа особей разного пола и возраста. Описание демографической структуры популяции вносит существенный вклад в ее анализ. Так, показатели смертности могут весьма заметно различаться в разном возрасте и у разных полов.

Динамика численности популяции – периодические и непериодические колебания числа особей. Изменение численности популяции зависит от трех факторов: плодовитости, смертности и миграции. Разработанные модели позволяют представить эту динамику в математическом виде. Длительное нахождение популяции в состоянии, когда численность ниже оптимального значения, может привести к ее постепенному исчезновению.

Экологическая ниша

Все виды жизнедеятельности организмов в популяции так или иначе связаны с характером использования ресурсов. Поэтому важнейшим понятием экологии является понятие экологической ниши.

Экологическая ниша – это совокупность всех факторов природной среды, в пределах которых возможно существование того или иного вида организмов. Термин был предложен американским зоологом Дж. Гринеллом в 1917 году.

Экологическая ниша характеризуется местообитанием и ограничениями, налагаемыми на использование среды межвидовой конкуренцией. Поскольку она обязательно подразумевает процесс использования среды, не следует путать понятия «местообитание» и «экологическая ниша». Как сказал выдающийся эколог Э. Одум: *«Экологическая ниша организма зависит не только от того, где он живет, но и от того, что он делает»* (Одум Э., 1986). Поэтому нишу можно также определить как *«аспект среды, к которому данный вид узкоспециализирован»* (Грант В., 1980).

Формирование собственной экологической ниши является важнейшей особенностью популяции. С экологической точки зрения, популяция – это форма существования вида (Нинбург Н. А., 2005). Поэтому экологическая ниша вида представляет собой сумму экологических ниш популяций. Она может быть ограничена разными пространственными рамками, т. е. быть относительно узкой и широкой. Ширина ниши обычно связана со степенью специализации вида, который ее занимает.

Какие же специфические факторы оказывают на организмы воздействие в условиях той или иной экологической ниши?

11.3. Экологические факторы

Факторы, которые обусловливают существование организмов в условиях данной среды, получили название **экологических факторов**. Они определяются как внешними условиями данной среды, так и влиянием других организмов, существующих в ней.

Виды экологических факторов

Хотя среди специалистов нет единства в четком определении, под экологическими факторами можно понимать любые нерасчленимые на составляющие внешние воздействия на организм (Нинбург Н. А., 2005).

В экологии выделяют абиотические и биотические факторы.

Абиотические факторы – это совокупность условий внешней среды, влияющих на организм. К ним относятся *физические факторы* (температура, свет, влажность, давление и др.), *химические факторы* (химический состав почвы, атмосферы, воды), *географические факторы* (рельеф, сезонность и др.). Абиотические факторы представляют собой характеристики той внешней среды, в которой происходила эволюция вида.

Все живые организмы на Земле не изолированы друг от друга. Для каждой популяции взаимодействия с другими организмами также являются факторами, влияющими на ее параметры. Эти взаимодействия представляют собой совокупность **биотических факторов**. Их анализ – один из важнейших и наиболее интересных разделов экологии.

Необходимо добавить, что деление на абиотические и биотические факторы достаточно условно, поскольку многие факторы действуют на организм не прямо, а опосредованно.

Влияние человека на природу часто рассматривается как отдельный – антропогенный – фактор. Действительно, оно превратилось в самый мощный фактор воздействия в биосфере. Загрязнение окружающей среды в результате производственной деятельности, вырубка лесов, уничтожение многих видов растений и животных, приводящие к глобальному изменению экосистем, – все это составляющие экологического кризиса.

По мнению автора, вряд ли стоит классифицировать влияние человека как отдельный экологический фактор. Экологические факторы – это факторы, под действием которых проходила эволюция живой природы и которые представляют гармоничное единство с природной средой. Техногенное воздействие человека на природу скорее следует отнести к побочным явлениям

цивилизации, разрушающим это единство по всем направлениям. Анализ антропогенного влияния позволяет констатировать степень и характер разрушения природных взаимоотношений, обратимость или необратимость изменений.

Диапазон действия экологических факторов

Все живые организмы способны воспринимать только определенный диапазон интенсивности воздействий любого экологического фактора, что определяется **нормой реакции** генотипа. Этот диапазон выработался в процессе эволюции.

Зависимость результата действия экологического фактора от его интенсивности выражается кривой нормального распределения. Интенсивность воздействия экологического фактора, наиболее благоприятная для жизнедеятельности организма, называется **оптимумом**. Область близких к оптимуму значений – *зона оптимума*; область далеких от оптимума значений – *зона угнетения*.

Поскольку зона оптимума в той или иной мере растянута, график действия экологического фактора обычно имеет уплощенную вершину. Конечно, в реальности кривая часто оказывается асимметричной.

Чем больше доза фактора отклоняется от оптимума для данного вида (как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения), тем больше угнетается жизнедеятельность организмов. В зоне угнетения происходит нарушение нормальной жизнедеятельности, в первую очередь – роста и размножения, но организмы способны выживать. За этой зоной лежит зона гибели.

В природе все факторы действуют на организм одновременно. Однако если отклонение какого-либо фактора приблизится к пределам выносливости вида, то даже при оптимальных значениях всех других факторов, его существование будет поставлено под угрозу. Фактор, уровень которого близок к пределу нормы реакции организма, называется **лимитирующим**. На популяции в основном и оказывают влияние такие факторы. Факторами, значения которых близки к оптимуму, при анализе можно пренебречь. Эта закономерность в честь немецкого химика Ю. Либиха (1803–1873) получила название ***закона Либиха***.

Организмы обладают разной степенью выносливости по отношению к колебаниям какого-нибудь фактора (рис. 11.1). Виды с широким диапазоном выносливости называются **эврибионтными**, а виды с узким диапазоном выносливости – **стенобионтными**.

Эврибионтность обычно расширяет ареал вида, а

стенобионтность сужает его. Однако следует учитывать, что вид может иметь узкий диапазон по одному фактору и широкий – по другому. Всегда необходимо помнить о взаимодействии нескольких факторов. Хорошо известно различие воздействия жары и холода при разной влажности. Анализ действия экологических факторов сильно осложняется его опосредованностью. Так, фактор, индифферентный для популяции, может быть весьма благоприятным для ее конкурентов, хищников или паразитов.

Рис. 11.1. Зависимость диапазона выносливости видов от интенсивности экологического фактора

Воздействие любого из экологических факторов на особи популяции будет несколько различаться. Генетическая гетерогенность, характерная для большинства природных популяций, обеспечивает более широкий диапазон выносливости для популяции в целом по сравнению с отдельной особью. Этот факт может объяснить направленность отбора на гетерогенность, ее выгодность для популяции.

Еще больший диапазон имеет межпопуляционная гетерогенность генофондов. Поэтому различные популяции вида с обширным ареалом по-разному реагируют на одинаковые значения экологических факторов. Это влечет за собой появление физиологических, а затем и морфологических различий. Такие различающиеся популяции получили название **экотипов**. Формирование экотипов, которые обусловлены различиями генофондов популяций, – первый шаг на пути видообразования (Нинбург Н. А., 2005). Этот пример показывает тесную

взаимосвязь экологии и эволюционной биологии.

Наиболее хорошо исследовано в экологии действие физических факторов. Они могут служить моделью для понимания других факторов. Мы рассмотрим примеры воздействие температуры, света и влажности на организм.

Температура

Температура – это один из важнейших абиотических факторов, поэтому организмы в процессе эволюции выработали ряд приспособлений к ее колебаниям. Примерами таких приспособлений у растений могут служить колючки, уменьшающие испарение в жарком климате, или стелющиеся под снегом стебли в холодном климате.

Совершенны механизмы адаптации к температурному фактору у животных. По типу теплообмена они делятся на две группы: ***гомойотермные***, у которых температура тела постоянная, и ***пойкилотермные***, у которых температура тела зависит от температуры окружающей среды.

Морфофизиологические изменения у животных также направлены на терморегуляцию. Еще в 1847 году немецкий эмбриолог К. Бергман установил закономерность, которая известна как ***правило Бергмана****: у теплокровных животных одного вида или группы близких видов размеры тела больше в холодных частях ареала и меньше в теплых*. Это правило (которое, конечно же, имеет ряд исключений) отражает адаптацию к поддержанию постоянной температуры тела в разных климатических условиях. Отношение площади тела к его объему меньше у крупных животных, что уменьшает расход энергии для поддержания постоянной температуры тела.

Другими адаптациями, усиливающими теплоизоляцию, являются плотный пуховой или меховой покров, жировые прослойки. Наоборот, для усиления теплоотдачи у животных, обитающих в жарком климате, типичны большие уши.

Некоторые пойкилотермные животные имеют примитивную систему терморегуляции. Так, у саранчи температура тела при полете поднимается до 36 ˚С. Другие организмы приспособились пережидать неблагоприятные условия в стадии куколки или анабиоза.

Влажность

Вода – другой важнейший экологический фактор. Водный баланс (поглощение, выделение и сохранение запасов воды)

имеет первостепенное значение для оценки экологической ситуации. По степени потребности в этом факторе все живые существа делят на три группы: гидрофильные (влаголюбивые), ксерофильные (засухоустойчивые), мезофильные (умеренные). Такое деление, хотя во многом условное, весьма полезно в экологических исследованиях.

В процессе эволюции различные организмы приобрели многочисленные адаптации к дефициту влаги. У растений это превращение листьев в колючки, мощная корневая система, толстый стебель с запасом воды. Животные приспособились извлекать воду при расщеплении жиров.

Свет

Солнечный свет – источник жизни на Земле. Именно благодаря ему осуществляется процесс фотосинтеза – базового процесса поддержания жизни в биосфере.

Не меньшее значение имеет свет для регуляции суточной и сезонной активности организмов, где он выступает в роли сигнального фактора. Смена дня и ночи, изменение продолжительности светлого времени суток определяют многие жизненно важные процессы: периоды спячки, размножения, миграции, линьки. В связи с этим в экологии сформировалось такое понятие, как **фотопериодизм**, под которым понимаются годовые циклы развития вследствие реакции организма на изменения длины светового дня. Например, сокращение светового дня, которое наступает обычно раньше начала холодов, является для птиц сигналом к началу миграции. По реакции активности на свет в процессе эволюции сформировались две группы животных: дневные и ночные (рис. 11.2).

Рис. 11.2. Среди птиц, как и среди других животных, встречаются дневные и ночные виды

11.4. Взаимоотношения организмов в природе

Популяционные взаимодействия определяются взаимоотношениями между отдельными особями популяций. Совокупность таких взаимоотношений и составляют действующие на популяцию биологические факторы.

Типы взаимоотношений организмов

Существует несколько классификаций типов взаимоотношений живых организмов в природе. Можно выделить основные варианты: конкуренция, протокооперация, комменсализм, мутуализм, паразитизм, хищничество, аменсализм.

Конкуренция – это взаимодействие нескольких популяций, использующих одинаковые ресурсы, имеющиеся в ограниченном количестве.

Конкуренция может быть *внутривидовой* и *межвидовой*. Особый интерес для экологии представляет межвидовая конкуренция. В ее анализе важнейшим является ***принцип конкурентного исключения*** (закон Гаузе). Его разработал в 1934 году российский биолог Г. Ф. Гаузе (1910–1986) в результате своих классических экспериментов.

Принцип конкурентного исключения определяет, что ***два вида не могут занимать одну и ту же экологическую нишу на одной территории***. Из двух видов один всегда, хотя бы незначительно, превосходит другой в этой нише и в конце концов вытесняет менее приспособленный. Для совместного существования виды должны быть экологически дифференцированы, чтобы они могли занять разные экологические ниши. Принцип Гаузе до сих пор продолжает ставить вопросы зоологам, экологам, эволюционистам, всем ученым, изучающим биоразнообразие. Для решения этих вопросов весьма важно изучение организмов в природных, а не только в лабораторных условиях.

Протокооперация – это отношения между разными видами, которые приносят взаимную пользу, но строятся на факультативной основе, т. е. виды-партнеры могут существовать независимо. По этой причине они не имеют выраженных морфологических адаптаций к взаимодействию друг с другом.

Комменсализм – это одностороннее получение выгоды

одним партнером, при котором для другого партнера эта связь безразлична. Частным случаем комменсализма является «квартиранство». Вид-комменсал использует особенности образа жизни или строения хозяина. Как метаболические, так и антагонистические отношения между партнерами отсутствуют. Однако в ряде случаев комменсализм – это первый эволюционный шаг на пути к паразитизму.

Мутуализм – это отношения между видами, которые полностью зависят друг от друга, и ни один вид не может жить по отдельности.

Паразитизм – это тип взаимодействия, при котором один вид извлекает пользу (паразит), а другому виду наносится вред (хозяин). По месту расположения в теле хозяина паразиты делятся на две группы: *эктопаразиты* (наружные) и *эндопаразиты* (живущие внутри тела хозяина). В ходе естественного отбора у паразитов вырабатываются различные приспособления, затрагивающие строение и физиологию их органов. Заражение паразитами в природе часто происходит не непосредственно, а через одного или двух промежуточных хозяев, что весьма осложняет построение математических моделей.

Паразитизм включает в себя спектр чрезвычайно разнообразных явлений. Можно отметить такие его формы, как гнездовой паразитизм, социальный паразитизм, личиночный паразитизм и др.

Хищничество – это такой тип взаимодействия, при котором особи одного вида используют в пищу особей другого. Взаимоотношения «хищник – жертва» способствуют, как правило, эволюционному прогрессу обоих видов. Исключительно важна роль хищников как регуляторов численности популяций. Жертвами хищников обычно становятся больные и ослабленные особи, путем уничтожения которых сдерживается распространение болезней, производится отбор «наиболее приспособленных» в популяции.

Аменсализм – это одностороннее отрицательное воздействие одной популяции на другую. Отношения, сходные с аменсализмом, могут наблюдаться при случайных, а не только закономерных контактах двух видов.

Приведенная классификация не единственная в экологии. Однако все классификации сталкиваются с одной ключевой проблемой – сложностью проведения границ между разными типами взаимодействий. Дополнительную сложность придают многочисленные опосредованные влияния взаимосвязей между популяциями.

Особенно неоднозначно понятие «хищничество», пожалуй,

наиболее сложное из всех типов. Анализ взаимоотношений «хищник – жертва» – это излюбленная тема в экологических исследованиях, по которой разработаны многочисленные модели. Одновременно это и тема для самых острых дискуссий, в которой имеется множество нерешенных проблем.

Обычно хищничество ассоциируется в нашем сознании с убийством жертвы и поеданием ее тела. Но если мы в категорию «жертвы» отнесем растения и микроорганизмы, то ряд «хищников» резко расширится. Весьма сложно провести четкую границу между понятиями «хищничество» и «паразитизм». Среди экологов популярен вопрос: *«Какой кусок тела должен быть откушен, чтобы классифицировать кусающего как хищника или паразита?»*

Не меньше проблем вызывает анализ различных типов сожительства организмов. В 1879 году немецкий ботаник А. де Бари (1831–1888) предложил термин «симбиоз» для обозначения совместного существования разных видов. Этот термин прочно вошел в лексикон биологов, но четких границ не приобрел до сих пор. Одни авторы подразумевают под ним все виды сожительства, другие – только взаимовыгодное (мутуализм). При широком понимании симбиоза его не всегда легко отличить от паразитизма. Поскольку для паразита хозяин является средой обитания, ему не выгодно наносить последнему слишком большой вред. Поэтому в ходе эволюции выработались механизмы минимизации вреда и «компенсаторной» пользы для хозяина. В связи с этим иногда трудно провести грань даже между такими крайними явлениями, как паразитизм и мутуализм.

Очень часто вид, взаимодействуя с другими видами, демонстрирует все рассмотренные варианты (конкуренцию, хищничество, паразитизм, симбиоз). Нередко крупномасштабные полевые исследования опровергали устоявшиеся представления.

Эволюционные стратегии популяций

В эволюционной экологии рассматриваются различные теоретические обобщения, показывающие межвидовые взаимоотношения. В результате взаимодействия у животных выработались собственные эволюционные стратегии. Одной из важнейших характеристик вида является используемая им ***стратегия размножения***. Основатель эволюционной экологии Э. Пианка в конце 1960-х годов разработал теорию двух стратегий размножения (Пианка Э., 1981).

К-стратегия характеризуется сравнительно низкой плодовитостью, относительно медленным развитием, невысокой

смертностью. Эта стратегия обычно применяется крупными животными, численность которых близка к устойчивому равновесию с природными ресурсами и не подвержена резким колебаниям. Для таких животных характерна определенная степень заботы о потомстве.

В противоположность ей, **r-стратегия** характеризуется высокой скоростью размножения, большим числом потомков, мелкими размерами тела, небольшой продолжительностью жизни, высокой смертностью. Для этой стратегии типичны резкие колебания численности популяций. Забота о потомстве обычно отсутствует или проявляется в минимальной степени.

Конечно, между типичными представителями этих стратегий лежит широкий диапазон переходных вариантов. Эта классификация во многом зависит от систематической группы организма. Однако даже один и тот же вид может использовать разные стратегии в зависимости от условий внешней среды. Стабильная среда благоприятствует К-стратегии, а нестабильная – r-стратегии. Резкое изменение среды может вызвать радикальное изменение моделей поведения, в том числе и смену стратегий размножения даже у высших животных. Поскольку в разных условиях отбор благоприятствует разным стратегиям, Р. Мак-Артуром и Э. Вильсоном (будущим основателем социобиологии) была разработана теория **r–** и **К-отбора** (MacArthur R., Wilson E., 1967) как одного из вариантов естественного отбора.

Весьма интересна смена поведенческих характеристик при смене стратегий размножения у высших животных. Поведенческие механизмы регуляции численности популяций являются ведущими при «переключении» с одной стратегии на другую. Это показывает важность знания экологических закономерностей не только для теоретических разработок эволюционной экологии, но и для прогнозирования поведения человека.

Теория оптимальной фуражировки гласит, что стратегия пищедобывающего поведения, сформированная эволюцией, представляет собой оптимальное соотношение затрат и выгод. Энергетические затраты животных слагаются из времени поиска и времени «обработки» добычи. Так, «хищники-универсалы» тратят меньше времени на поиск добычи, но больше – на ее обработку, чем «хищники-специалисты». Естественный отбор осуществляет влияние на популяции хищников в пользу той или иной стратегии. При обилии и доступности жертв отбор будет направлен в сторону специализации. При невозможности питания отдельными видами или отсутствии в их организме определенных питательных веществ естественный отбор будет

направлен в сторону универсальности (Пианка Э., 1981).

Экология и когнитивная этология

Необходимо отметить, что теоретические модели, разработанные в экологии, не всегда находят подтверждение в полевых исследованиях. Одной из причин этого является традиционная недооценка когнитивных способностей животных, которым только в последнее время начали уделять пристальное внимание. Так, животные, по-видимому, способны проявлять гибкие стратегии по планированию своего поведения и избежанию риска. Они используют разные стратегии, в зависимости от количества пищевых ресурсов. Неоднократно отмечались «арифметические» способности различных животных.

В результате этологических исследований показано формирование у животных «специфического образа искомого» как набора ключевых стимулов наиболее значимых для них объектов. Широко известны также исследования, посвященные формированию «отрицательного образа» после столкновения с опасным объектом. Животные способны рассчитать степень риска и спланировать свое поведение (Резникова Ж. И., 2000).

Под понятием «риск» в экологии понимается не только встреча с опасностью, но и непредсказуемость энергозатрат для достижения цели. При формировании моделей поведения животных их врожденные стереотипы взаимодействуют с приобретенным опытом (правда, не всегда ясно соотношение вклада генетической детерминации и обучения).

Исследования межвидовых отношений помогают ответить на один из основных вопросов теории эволюции: насколько широкой может быть вариабельность фенотипов в популяциях, причем не только по морфологическим признакам, но и по поведенческим? (Резникова Ж. И., 2000).

11.5. Экология сообществ

Экология сообществ имеет дело с самыми сложными природными системами, включающими в себя как биотические, так и абиотические составляющие. Это сфера наибольших разногласий среди ученых, сфера, в которой основные теоретические положения еще предстоит разработать.

Биоценоз и экосистема

В природе популяции разных видов образуют сообщества или биоценозы, которые характеризуются своими закономерностями.

Биоценоз – это исторически сложившееся сообщество популяций разных видов, живущих совместно в одних и тех же условиях внешней среды. Место обитания биоценоза называется **биотопом**. Термин «биоценоз» был введен в науку немецким гидробиологом К. Мёбиусом (1825–1908) в 1877 году.

Биоценоз образует с биотопом единую систему – **экосистему**. Термин «экосистема» был введен в науку английским биологом А. Тэнсли в 1935 году. В отечественной литературе чаще встречается другой термин – **биогеоценоз**, предложенный в 1940 году ботаником В. Н. Сукачевым (1880–1967). Ни один биоценоз нельзя рассматривать в отрыве от окружающей среды, поэтому в литературе понятия «биоценоз» и «экосистема» часто являются взаимозаменяемыми.

Биоценоз, как и любая живая система, формировался в процессе естественного отбора. Между организмами биоценоза устанавливаются прочные пищевые взаимоотношения – «пищевые цепи» (рис. 11.3).

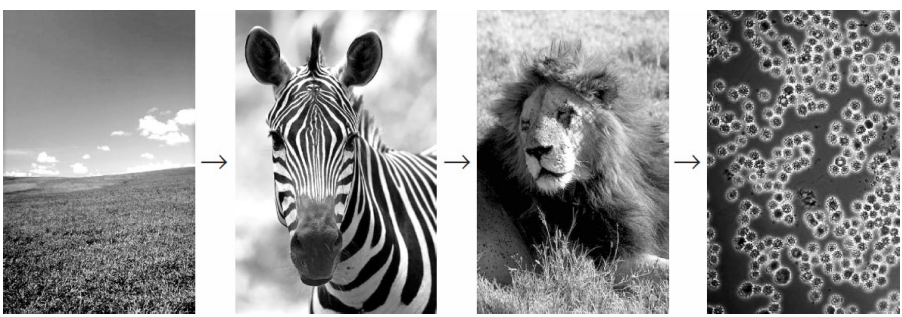


Рис. 11.3. Пример типичной «пищевой цепи»: растения → травоядные животные → хищник → бактерии

Можно выделить множество различных видов пищевых цепей.

В них обычно различаются три основных звена.

Продуценты – производители первичной продукции. К ним относятся автотрофы, которые, потребляя неорганические вещества биотопа, синтезируют органическое вещество.

Консументы – потребители готовых органических веществ. Ядро этой группы составляют многоклеточные животные, но к ней принадлежат также растения-хищники, грибы. Среди них выделяют консументов первого (*травоядные животные*) и второго порядка (*плотоядные хищники*).

Редуценты – разрушители органических веществ, питающиеся мертвыми организмами. К ним относятся грибы и бактерии.

Организм в составе экосистем всегда занимает определенную экологическую нишу. Виды, которые используют один и тот же природный источник функционально сходным образом, называются **гильдией**. В это понятие входят все конкурирующие виды, независимо от их таксономической принадлежности (Пианка Э., 1981). Любой вид может быть членом нескольких гильдий по разным составляющим экологической ниши. Поскольку ниши таких видов в значительной степени перекрываются, члены гильдии больше взаимодействуют друг с другом, чем с остальным сообществом. Однако ниши членов гильдии перекрываются не полностью, а расходятся по какому-либо показателю.

Степень допустимого перекрывания ниш, не вызывающего конкурентного исключения, представляет собой один из фундаментальных вопросов экологии. Экологические наблюдения выявили интереснейшие факты распределения членов гильдии по потребляемому ресурсу с целью максимально полного его использования и минимального проявления конкуренции.

В природе существует множество различных вариантов цепей питания, в том числе и достаточно трудно выявляемых. Анализ экосистемы позволяет выявить общие закономерности регуляции численности, биомассы и круговорота энергии в ней.

Поскольку все цепи взаимосвязаны, между ними происходит передача вещества и энергии. При этом неизбежны потери, которые поддаются точным расчетам. Продукция организмов каждого последующего уровня меньше продукции предыдущего уровня в среднем в 10 раз. Таким образом, пищевая цепь представляется в виде пирамиды. Поэтому одной из важнейших закономерностей экосистем является «***правило экологической пирамиды***».

Одной из особенностей биоценозов являются периодические циклические изменения, происходящие в них в течение суток,

времен года, на протяжении ряда лет. В ответ на эту динамику организмы в ходе эволюции выработали способность к ритмической жизнедеятельности, которая получила название **биоритмов**. Наука, изучающая биоритмы, носит название **хронобиология**. В настоящее время она бурно развивается, накапливая множество интереснейших фактов.

Экологическая сукцессия

Важным свойством экосистем является их устойчивость. Однако ни один биоценоз не существует вечно. Биоценозы могут подвергаться действию различных сил, полностью изменяющих состав сообщества. Длительное сосуществование разных популяций изменяют биотоп так, что он становится малопригодным для одних видов, но пригодным для других. В результате на этом месте развивается другой, более приспособленный к новым условиям биоценоз. Обычно это весьма медленный процесс, однако он может быть значительно ускорен после природных катаклизмов.

Последовательная смена биоценозов в пределах одного биотопа называется **сукцессией**. Формирование нового биоценоза на лишенном почвы месте представляет собой *первичную сукцессию*. Первичная сукцессия наблюдается в природе нечасто, ибо живые организмы занимают все подходящие места для обитания. Основной источник первичной сукцессии – природные катаклизмы, процессы поднятия и опускания суши.

Часто в роли «пионерских» сообществ выступают *лишайники*. Отмирая, они создают слой почвы, на котором закрепляются другие организмы. Если развитие биоценоза происходит на месте, где ранее существовал другой биоценоз, то такое явление представляет собой *вторичную сукцессию*. Причиной смены биоценозов служит нарушение энергетического баланса экосистемы. Толчком к началу вторичной сукцессии могут служить изменения климатических условий.

Как первичная, так и вторичная сукцессия – процессы весьма длительные, обычно несоизмеримые с продолжительностью человеческой жизни.

Любой биоценоз проходит ряд сукцессионных стадий. При этом в биоценозах наблюдается тенденция к стабилизации. ***Чем более разнообразен видовой состав биоценоза, тем стабильнее экосистема.*** Это одна из важнейших закономерностей экологии. Относительно редкие виды не играют существенной роли в энергетическом балансе пищевых цепей, но являются тем резервным материалом, который заполняет экосистему при

изменении условий среды.

Необходимо еще раз подчеркнуть, что стабильность биоценоза никогда не бывает абсолютной. Резкое изменение внешних условий обычно приводит к смене биоценозов. В геологической летописи Земли смена флоры и фауны в разные эпохи представляет собой пример экологической сукцессии.

Биосфера

Биосфера представляет собой совокупность живых организмов Земли. Она охватывает нижнюю часть атмосферы, всю гидросферу и верхние слои литосферы. ***Живые организмы биосферы и их среда обитания образуют динамичную единую систему.***

Термин «биосфера» был введен австрийским геологом Э. Зюссом (1831–1914) в 1875 году. Однако родоначальником учения о биосфере по праву считается русский ученый-геохимик В. И. Вернадский (1863–1945), показавший роль живых организмов в геохимических процессах преобразования земной коры. Это деятельность планетарного масштаба. В ходе нее осуществляются глобальные изменения и перемещения химических веществ и энергии.

Миграция химических веществ, проходящих через живые организмы, формирует особые **биогеохимические циклы**. Перемещения химических элементов из организмов в среду и обратно не прекращаются ни на секунду. Живое вещество выступает также в качестве гигантского аккумулятора энергии Солнца. Хотя улавливание солнечной энергии осуществляется в основном растениями-продуцентами, в дальнейшем ее перемещении принимают участие все живые организмы.

Изучение механизма функционирования биосферы немыслимо вне системного подхода. Следует еще раз подчеркнуть, что биосфера – это единая система, все компоненты которой взаимосвязаны. Человечество – часть биосферы. Его существование полностью зависит от сохранности всего биосферного разнообразия.

Глава 12. Системный подход в естествознании

Системный подход – направление научного познания, в основе которого лежит рассмотрение объектов как систем. Любую систему можно представить как комплекс взаимодействующих элементов, объединенных общей структурой, под которой понимаются законы связи и функционирования этих элементов (Александров Ю. И., 1997).

12.1. Формирование системного подхода

Системный подход сформировался в науке первой половины XX века в нескольких дисциплинах, но основной вклад все же был внесен биологами, которые всегда рассматривали живой организм как интегрированное целое (Капра Ф., 2003). В настоящее время системные методы нашли широкое применение в биологии, экологии, психологии.

Первые системные концепции

Первую в современной науке системную концепцию, под названием ***«общая теория систем»***, выдвинул выдающейся австрийский биолог-теоретик Л. фон Берталанфи (1901–1972). В задачу нового направления входила разработка математического аппарата для описания разных типов систем, установления соответствия закономерностей из разных областей знаний.

Л. фон Берталанфи подчеркивал принципиальное различие между физическими и биологическими системами. Биологические системы – это открытые системы, через которые проходит непрерывный поток вещества и энергии из окружающей среды. В открытых системах энтропия может уменьшаться, и тогда второй закон термодинамики неприменим (Bertalanffy L., 1968).

В 1940-е годы, независимо от общей теории систем, возникает другое направление – ***кибернетика*** – наука о связи, управлении и обработке информации. Кибернетические системы рассматривались вне зависимости от их материальной природы. Каждая такая система представляет собой множество взаимосвязанных элементов, способных воспринимать и перерабатывать информацию. Центральным положением новой науки стало понятие **обратной связи**, т. е. передачи информации о результатах процесса к его первоисточнику. Примерами кибернетических систем могут служить ЭВМ, мозг, популяция, общество.

Основателями кибернетики были Н. Винер (1894–1964), Дж. Нейман (1903–1957), К. Шеннон (1916–2001), У. Мак-Каллок (1898–1957). Дж. Нейману принадлежит очень интересное изречение: *«Люди не верят, что математика проста, только потому, что не осознают, как сложна жизнь»*.

В 1950-е годы ведущим теоретиком в области кибернетики стал нейрофизиолог Р. Эшби (1915–1985). Он дал определение живых систем как энергетически открытых, но, говоря языком

кибернетики, закрытых для информации (Ashby R., 1956). Он первым применил термин «**самоорганизация**» к описанию нервной системы. Это понятие стало доминирующим в дальнейшем развитии кибернетики и других направлений системного мышления.

Синергетика

В 1970-е годы зародилась новая наука – синергетика. Название предложил немецкий физик Г. Хакен в 1973 году.

Синергетика – это область научных исследований, связанных с процессами самоорганизации в открытых системах. Она изучает связи между элементами структуры (подсистемами), которые образуются в открытых неравновесных системах. Именно в таких системах наблюдается согласованное поведение подсистем, в результате чего возрастает степень упорядоченности системы.

Важным вкладом синергетики явилось рассмотрение вероятностных характеристик событий как адекватного отражения процессов природы. Во взаимодействии объекта с другими объектами обычно реализуется одна возможность из многих. Будущее не полностью прогнозируемо (Горбачев В. В., 2003). Поскольку человек также является сложной системой, взаимодействующей с другими системами (природной и культурной средой), это положение относится и к нему.

Ключевыми для синергетики являются понятия флуктуации, бифуркации, хаоса.

Флуктуации – это колебания, отклонения от среднего значения величины.

Бифуркация – это критическая пороговая точка раздвоения, в которой система находится в двух состояниях одновременно. В точке бифуркации происходит качественное изменение поведения объектов системы – маленькое, случайное изменение может привести к сильному «возмущению» системы и большим изменениям.

Хаос в синергетике понимается не как «беспорядок», а как структура, только особого рода. Его можно определить как непредсказуемое поведение в системе, контролируемой детерминистскими законами (Николаева Е. И., 2003). В такой системе возникают нерегулярные процессы, в которых значение измеряемой величины не может быть предсказано с достаточной точностью. В природе порядок неотделим от хаоса.

Наиболее значительным событием в этом направлении стала ***теория диссипативных систем*** лауреата Нобелевской премии 1977 года И. Пригожина.

Диссипативная система – это открытая система, поддерживающая себя в неравновесном состоянии, но тем не менее остающаяся устойчивой. Специфической чертой таких систем является способность к самоорганизации. При возрастании потока энергии через систему она может пройти точку неустойчивости (бифуркации), после чего возможно возникновение новых структур (Пригожин И., Стенгерс И., 1986).

Динамика таких систем описывается с помощью ***фазового пространства***, в котором геометрически изображены все возможные координаты состояния системы. Траектории, описывающие изменения системы, обычно концентрируются в ограниченной области, называемой **аттрактором,** или «**областью притяжения**». *Обычный аттрактор* характеризует стабильное состояние системы. Однако если число переменных системы больше двух (что характерно для большинства биологических систем), то появляются так называемые *странные аттракторы*, имеющие чрезвычайно сложную структуру (Пригожин И., Стенгерс И., 1986). В отличие от устойчивых обычных аттракторов, странные аттракторы динамически неустойчивы.

Самопроизвольное установление порядка в точках неустойчивости открывает новые горизонты для разгадки феномена жизни.

После 1980-х годов появилось много моделей самоорганизующихся систем. Принципы кибернетики и синергетики все более активно внедряются в современное естествознание, меняя его облик.

12.2. Фундаментальные вопросы естествознания с позиции системного подхода

Разработка системного подхода явилась по существу научной революцией, изменившей наше представление о мире. Рассмотрим применение системного подхода к двум «вечным» вопросам естествознания.

Происхождение жизни

Как уже отмечалось, теория биохимической эволюции является единственной теорией в рамках научной методологии по вопросу происхождения жизни. Впервые она была предложена А. И. Опариным (1894–1980) в 1924 году. В дальнейшем автор неоднократно вносил в нее поправки и дополнения.

В соответствии с теорией А. И. Опарина биохимическая эволюция проходила в несколько стадий. Первые ее этапы представляли собой химическую эволюцию: образование углеводородов, затем полимеров и, наконец, обособленных систем органических веществ, отделенных от внешней среды мембранами – *протобионтов*. Именно протобионты совершают эпохальный шаг, преобразуясь в первые живые организмы. С этого момента начинается биологическая эволюция.

Теорию биохимической эволюции разрабатывали в дальнейшем многие ученые: Дж. Холдейн и Дж. Бернал (Англия), С. Миллер, С. Поннаперума, С. Фокс (США) и другие.

Разными авторами предлагались различные «кандидаты» на роль «первичной» биомолекулы. Вначале выбор шел между молекулами белка или ДНК. В настоящее время большинство биохимиков-эволюционистов видят в этой роли молекулу РНК. Недавно открытая каталитическая активность РНК позволяет предположить, что на определенной стадии биохимической эволюции РНК совмещала функции переноса информации и катализа (Gesteland R. [et al.], 1999). Согласно такому сценарию, вначале молекулы РНК выполняли каталитическую функцию для самокопирования, а затем стали синтезировать белки. В ходе биохимической эволюции РНК передала каталитическую функцию белкам, а роль хранителя генетической информации – ДНК. За РНК осталась функция посредника в процессе реализации генетической информации, которую она выполняет по сей день.

Этапы химической эволюции получили неплохое

экспериментальное подтверждение. Однако судьбоносный шаг к явлению жизни оставляет еще много сложных вопросов. Решающую роль в возникновении жизни, вероятно, сыграла способность нуклеотидов к специфическому спариванию. Благодаря этой способности, синтезированный полимер нуклеотидов мог служить матрицей для новой комплементарной цепи.

Таким образом, 3,5–4 млрд лет назад на Земле, возможно, возникли самореплицирующиеся системы нуклеиновых кислот, и в настоящее время механизм матричного синтеза занимает центральное место в процессах передачи информации в биологических системах.

Для обеспечения структурных и функциональных потребностей будущего организма идеально подходят другие молекулы – белки, отличающиеся удивительным разнообразием. Взаимосвязь белков и нуклеиновых кислот стала вторым важным шагом на пути биохимической эволюции. Единство генетического кода всех ныне живущих организмов показывает, что такой «симбиоз» произошел на самых ранних стадиях.

И, наконец, третьим критическим моментом биохимической эволюции было возникновение мембран, определяющих пространственную изоляцию «предклеток». Некоторые авторы считают стадию образования мембран началом пути, ведущего к живой клетке (Morowitz H., 1992). Идеальным кандидатом на роль первичной мембраны служат липидные пузырьки, возникающие самопроизвольно, в соответствии с законами физики и химии.

Конечно, такая схема является только предположительной. Даже разработанная в теории «минимальная клетка» (в природе к ней ближе всего стоят клетки *микоплазмы*) представляет собой исключительно сложную систему. Не согласуются между собой результаты молекулярно-генетических и палеонтологических исследований. Согласно расчетам, жизнь на Земле должна была возникнуть около 2 миллиардов лет назад, однако обнаруженные углеродистые включения заставляют предположить, что она уже существовала около 3,8 млрд лет назад. Проблема возникновения жизни остается одной из самых волнующих загадок мироздания. Для ее разрешения в настоящее время весьма перспективным представляется системный подход.

Немецкий биохимик М. Эйген, лауреат Нобелевской премии 1967 года, стал автором ***теории молекулярной самоорганизации добиологических процессов***. Она позволяет применить представления кибернетики к эволюции живых организмов.

М. Эйген заметил, что ферментативные реакции могут

формировать сложные сети и замкнутые циклы. Эти циклы, в которых одна химическая реакция обусловливает протекание другой, он назвал **гиперциклами**. Сети и циклы весьма устойчивы, способны к самовоспроизведению и даже к коррекции ошибок, т. е. они способны нести информацию. Информация в теории М. Эйгена оценивается по способности макромолекул к самовоспроизведению. Он показал, что самовоспроизведение возможно до образования генетических структур, что возникновение жизни на Земле стало возможным благодаря процессу нарастающей организации неравновесной химической системы с образованием многочисленных петель обратной связи.

Модель М. Эйгена хорошо согласуется с представлениями И. Пригожина для открытых систем. Она является одной из наиболее привлекательных гипотез возникновения жизни.

Психофизиологическая проблема

Психофизиологическая проблема, как проблема соотношения физиологического и психологического служит поводом для ожесточенных научных споров с давних времен. Эта проблема конкретизируется в следующих вопросах (Никандров В. В., 2005):

• *Можно ли описать психические явления в физиологических терминах?*

• *Можно ли психические процессы напрямую увязать с нейрогуморальными?*

• *Можно ли утверждать, что мозг порождает наши чувства и мысли?*

Сложность в объяснении свойств отражения объективного мира и специфики психического являлась причиной постоянного возникновения дуалистических и идеалистических концепций.

Не разбирая многочисленные теории и подходы к решению психофизиологической проблемы, отметим, что она и сегодня является ключевой проблемой для естествознания, психологии, философии. Как и в предыдущем вопросе, с позиции научной методологии относительно перспективным для ее решения представляется системный подход.

Первый шаг в этом направлении был сделан П. К. Анохиным (1898–1974) в его «**теории функциональных систем**». Ведущее значение в системном подходе П. К. Анохин придавал *системообразующему фактору*, который, являясь неотъемлемым компонентом системы, создавал бы упорядоченность взаимодействия ее компонентов. Кроме того, этот фактор должен быть аналогичным для сравниваемых систем, позволяя использовать систему как единицу анализа (Анохин П. К., 1975).

Таким системообразующим фактором в теории Анохина стал эффект приспособления организма к условиям среды. Важным компонентом теории является также понятие **акцептора результатов действия** как модели будущего результата, формируемой до его появления. Закономерности формирования и функционирования акцептора результатов действия были проанализированы в многочисленных экспериментах, в основном касающихся природы поведения. Работы П. К. Анохина затрагивают ряд сложных философских вопросов: телеологии, происхождения жизни, специфики сознания и др.

Следует отметить, что простое совпадение психических феноменов и нейрофизиологических процессов проблемы не решает, поэтому важен поиск адекватных связей между ними. Исходя из системного подхода, решение, возможно, следует искать в сопоставлении психических явлений не с отдельными нервными процессами, а с их системой. Системный уровень может выражаться информационным содержанием мозговых процессов, обеспечивающих психическую функцию. Соотношение между психикой и нейрофизиологическими процессами можно рассматривать по аналогии соотношения информации и ее носителя (Батуев А. С., 2005).

С позиции теории диссипативных систем, активность коры головного мозга, представляющей собой иерархию нейронных сетей, является самоорганизующейся диссипативной системой. Работу нейронных сетей можно описать с помощью фазового пространства. Самоорганизующиеся нейронные сети способны принимать форму странного аттрактора, соответствующего определенному состоянию мозга. Тот или иной аттрактор (состояние), в котором находится система, определяется *критическими параметрами*, примером которых может служить характеристика какого-либо медиатора (Николаева Е. И., 2003). Критические параметры переводят систему в другое состояние, меняют характер ее динамического поведения. Они могут подвергаться нейрохимической «подстройке», что изменяет вероятность возникновения того или иного состояния.

В данной главе были только обозначены перспективы системного подхода в естествознании. Необходимо отметить, что все вышеуказанные направления были встречены серьезными критическими замечаниями специалистов и, конечно, не являются панацеей для решения всех проблем. Подробный анализ этих направлений требует специального разговора.

* * *

В заключение мне хотелось бы напомнить слова одного из крупнейших ученых XX века, лауреата Нобелевской премии, немецкого физика-теоретика М. Планка: *«Разделение науки на отдельные области обусловлено не столько природой вещей, сколько ограниченной способностью человеческого познания. В действительности существует непрерывная цепь от физики и химии, через биологию и антропологию к социальным наукам, цепь, которая ни в одном месте не может быть разорвана, разве лишь по произволу».*

Литература

Адам Д. Восприятие, сознание, память: размышление биолога. – М., 1983.

Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика: в 3 т. – М., 1988.

Александров Ю. И. Основы психофизиологии. – М., 1997.

Алексеев В. П. Становление человечества. – М., 1984.

Аллахвердов В. М. Сознание как парадокс. – СПб., 1999.

Аллахвердов В. М. Методологическое путешествие по океану бессознательного к таинственному острову сознания. – СПб., 2003.

Анохин П. К. Очерки по физиологии функциональных систем. – М., 1975.

Батуев А. С. Физиология ВНД и сенсорных систем. – СПб., 2005.

Берг Л. С. Труды по теории эволюции. – М., 1977.

Бердников В. А. Эволюция и прогресс. – Новосибирск, 1991.

Берковец Л. Агрессия: причины, последствия, контроль. – М., 2001.

Блум Ф., Лейзерсон А., Хофстер Л. Мозг, разум и поведение. – М., 1988.

Бохински Р. Современные воззрения в биохимии. – М., 1987.

Бунак В. В. Род *Homo*, его возникновение и последующая эволюция. – М., 1980.

Бутовская М. Л., Файнберг Л. А. У истоков человеческого общества. – М., 1993.

Винер Н. Кибернетика. – М., 1983.

Вишняцкий Л. Б. Человек в лабиринте эволюции. – М., 2004.

Горбачев В. В. Концепции современного естествознания. – М., 2003.

Грант В. Эволюция организмов. – М., 1980.

Грегори Р. Л. Разумный глаз. – М., 2003.

Гудолл Дж. Шимпанзе в природе: поведение. – М., 1992.

Давиденков С. Н. Эволюционно-генетические проблемы в невропатологии. – М., 1947.

Данилов Р. К., Боровая Т. Г. Общая и медицинская эмбриология. – СПб., 2003.

Дерягина М. А. Эволюционная антропология. Биологические и культурные аспекты. – М., 1999.

Дольник В. Р. Непослушное дитя биосферы. – СПб., 2003.

Елинек Я. Большой иллюстрированный атлас первобытного человека. – Прага, 1982.

Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции. – Л.,

1977.

Зорина З. А., Полетаева И. И., Резникова Ж. И. Основы этологии и генетики поведения. – М., 2002.

Зубов А. А. Палеоантропологическая родословная человека. – М., 2004. *Капра Ф.* Паутина жизни. – М., 2003.

Карпов С. А. Система простейших: история и современность. – СПб., 2005.

Кейлоу П. Принципы эволюции. – М., 1986.

Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. – М., 1985.

Кликс Ф. Пробуждающееся мышление: у истоков человеческого интеллекта. – М., 1983.

Клименко Р. Е. Мозг и поведение: ситуация выбора жизненных стратегий // Мозг и разум: сб. – М., 1994. – С. 97–112.

Клюге Н. Ю. Принципы систематики живых организмов. – СПб., 1999.

Козинцев А. Г. Проблема грани между человеком и животными: антропологический аспект // Этнографическое обозрение. – 1997. – № 4. – С. 96–104.

Корочкин Л. И. Биология индивидуального развития. – М., 2002.

Крик Ф. Мысли о мозге // Мозг. – М., 1982. – С. 257–275.

Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности. – М., 1986.

Курчанов Н. А. Междисциплинарный подход в образовании. – СПб., 2000.

Курчанов Н. А. Биология в системе человекознания. – СПб., 2003.

Курчанов Н. А. Генетика человека с основами общей генетики. – СПб., 2006.

Кусакин О. Г., Дроздов А. Л. Филема органического мира: ч. 1 и 2. – СПб., 1994; 1998.

Леви-Брюль Л. Сверхъестественное в первобытном мышлении. – М., 1994.

Леви-Стросс К. Структурная антропология. – М., 1986.

Леруа-Гуран А. Религия доистории // Первобытное искусство. – Новосибирск. 1971.

Линдблад Я. Человек – ты, я и первозданный. – М., 1991.

Лоренц К. Оборотная сторона зеркала. – М., 1998.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. – М., 1968.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. – М., 1974.

Мак-Фарленд Д. Поведение животных. Психобиология, этология и эволюция. – М., 1988.

Малашкина М. М. Популярная история психологии. – М.,

2002.

Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. – М., 1983.

Матурана У. Биология познания // Язык и интеллект. – М., 1996.

Медавар П., Медавар Дж. Наука о живом: современные концепции в биологии. – М., 1983.

Медведев Ж. А. Взлет и падение Лысенко. – М., 1993.

Мироненко И. А. Биосоциальная проблема в современной психологии и перспективы развития отечественной теории // Психол. журн. – 2005. – Т. 26, № 1. – С. 88–94.

Монахов Н. А. Плоды подсознания. Очерки об инстинктах, формирующих человеческие конфликты. – М., 1995.

Моррис Д. Голая обезьяна. – СПб., 2001.

Нестурх М. Ф. Происхождение человека. – М., 1970.

Никандров В. В. Экспериментальная психология. – СПб., 2003.

Никандров В. В. Психофизика и психофизические методы. – СПб., 2005.

Николаева Е. И. Психофизиология. – М., 2003.

Николаенко Н. Н. Творчество и мозг. – СПб., 2001.

Нинбург Н. А. Введение в общую экологию. – М., 2005.

Одум Э. Экология. – М., 1986.

Олескин А. В. Биополитика. – М., 2001.

Оно С. Генетические основы прогрессивной эволюции. – М., 1973.

Ортега-и-Гассет Х. Избранные труды. – М., 1997.

Палмер Дж., Палмер Л. Эволюционная психология. – М., 2003.

Пианка Э. Эволюционная экология. – М., 1981.

Поршнев Б. Ф. О начале человеческой истории (Проблемы палеопсихологии). – М., 1976.

Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса. – М., 1986.

Психологический словарь / под ред. В. П. Зинченко, Б. Г. Мещерякова. – М., 1997.

Резникова Ж. И. Между драконом и яростью. – М., 2000.

Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных. – Т. 1, 2. – М., 1992.

Роуз С. Устройство памяти. От молекул к сознанию. – М., 1995.

Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены, эволюция. – М., 1986.

Северцев А. Н. Главные направления эволюционного процесса. – М., 1967.

Симонов П. В. Мотивированный мозг. – М., 1987.

Симпсон Дж. Темпы и формы эволюции. – М., 1948.

Сойфер В. Н. Власть и наука. История разгрома генетики в

СССР. – М., 1989.

Сперри Р. Перспективы менталистской революции и возникновение нового научного мировоззрения // Мозг и разум: сб. – М., 1994. – С. 20–44.

Старобогатов Я. И. О соотношении между микро– и макроэволюцией // Дарвинизм: история и современность. – Л., 1988. – С. 138–145.

Тинберген Н. Поведение животных. – М., 1978.

Токин Б. П. Общая эмбриология. – М., 1987.

Тоффлер Э. Третья волна. – М., 2002.

Уоддингтон К. Морфогенез и генетика. – М., 1964.

Фабри К. Э. Основы зоопсихологии. – М., 1993.

Фрезер Дж. Золотая ветвь. – М., 1980.

Фридман Э. П. Приматы. – М., 1979.

Фридман Э. П. Занимательная приматология. – М., 1985.

Хамори Й. Долгий путь к мозгу человека. – М., 1985.

Хорган Д. Конец науки. – СПб., 2001.

Хьюбел Д. Мозг // Мозг. – М., 1982. – С. 9–30.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. – Л., 1969.

Эйбл-Эйбесфельдт И. Биологические основы эстетики // Красота и мозг. Биологические аспекты эстетики. – М., 1995.

Эрман Л., Парсонс П. Генетика поведения и эволюция. – М., 1984.

Эфроимсон В. П. Генетика этики и эстетики. – СПб., 1995.

Юнг К. Г. Аналитическая психология. – М., 1995.

Alcock J. Animal behavior. – Sunderland, 1984.

Alcock J. The Triumph of Sociobiology. – N.-Y., 2000.

Andrew P. The descent of man // New Science. – 1984. – Vol. 102, № 1408. – P. 24–25.

Ardrey R. The Territorial Imperative. A personal Inquiry into Animal Origins of Property and Nation. – N.-Y., 1966.

Ashby R. Introduction to Cybernetics. – N.-Y., 1956.

Bertalanffy L., von. General System Theory. – N.-Y., 1968.

Buss D. The evolution of desire. – N.-Y., 1994.

Cavalier-Smith T. Eukaryote kingdoms: seven or nine? // Biosystems. – 1981. – Vol. 14. – P. 461–481.

Cavalier-Smith T. Only six kingdoms of life // Proc. Roy. Soc. London. – 2004. – Vol. 271. – P. 1251–1262.

Cavamazza A. The organization of conceptual knowledge in the brain // The new cognitive neurosciences. – Cambridge, 2000.

Chomsky N. Language and the Problems of Knowledge. – Cambridge, 1988.

Cosmides L., Toody J. Cognitive adaptations for social exchange // The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of

culture. – N.-Y., 1992.

Darlington C. The Evolution of Genetic Systems. – N.-Y., 1958.

DeBeer G. Embryos and Ancestors. – Oxford, 1958.

Diamond J. The third chimpanzee: The evolution and future of the human animal. – N.-Y., 1992.

Dillon L. Comparative cytology and the evolution of life // Evolution. – 1962. – Vol. 62. – P. 102–117.

Dobzhansky Th. Evolution, genetics and man. – N.-Y. – London, 1975.

Dumbar R. Grooming, gossip and the evolution of language. – Cambridge, 1996.

Eccles J. The human psyche. – Heidelberg, 1980.

Eccles J. Evolution of Brain: Creation of the self. – Routledge, 1989.

Edelman G. The remembered present. A biological theory of consciousness. – N.-Y., 1989.

Eibl-Eibesfeldt J. Human ethology. – Chicago, 1989.

Fisher R. The Genetical Theory of Natural Selection. – Oxford, 1930.

Gesteland R., Cech Th., Atkins J. The RNA World. – N.-Y., 1999.

Goldschmidt R. The Material Basis of Evolution. – New Haven, 1940.

Goodhard C. A biological view of topless-ness // New Scientist. – 1964. – Vol. 23. – P. 558–560.

Gould S. Ontogeny and Phylogeny. – Cambridge, 1977.

Gould S., Eldredge N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // Paleobiology. – 1977. – Vol. 3. – P. 115–151.

Halliday T. Sexual Strategy. – Oxford, 1980.

Hodos W. Some perspectives on the evolution of intelligence and the brain // Animal Mind – Human Mind. – Berlin, 1982.

Huxley J. The evolutionary progress // Evolution as a Process. – London, 1954.

James W. The principles of psychology. – N.-Y., 1890.

Jerison H. Evolution of the Brain and Intelligence. – N.-Y., 1973.

Johanson D., Blake E. From Lucy to language. – London, 1996.

Jones F. W. Pan's Place among the Mammals. – London, 1929.

King M.-C., Wilson A. Evolution of two levels in humans and chimpanzee // Science. – 1975. – Vol. 188. – P. 107–116.

Krings M. et al. Neanderthal DNA sequence and the origin of modern humans // Cell. – 1997. – Vol. 90. – P. 19–30.

Leakey R. The origin of humankind. – N.-Y., 1994.

Leedale C. How many are the kingdoms of organism? // Taxon. – 1974. – Vol. 23. – P. 261–270.

Lerner J. Genetical Basis of Selection. – N.-Y., 1958.

Lumsden Ch., Wilson E. Genes, mind and culture: The coevolution process. – Harvard, 1981.

MacArthur R., Wilson E. The theory of island biogeography. – N.-Y., 1967.

Maturana H., Varela F. Autopoiesis and Cognition. – Holland, 1980.

McGrew W. An ethological Study of Children's Behavior. – N.-Y., 1972.

Meyer P. Basic structures in human action // Evolutionary Theory in Social Science. – Boston, 1987. – P. 1–22.

Miller G. How mate choice shaped human nature: A review of sexual selection and human evolution // Handbook of evolutionary psychology. – Eribaum, 1998.

Monod J. Chance and Necessity. – N.-Y., 1971.

Morowitz H. Beginnings of Cellular Life. – Yale, 1992.

Morris D. The Naked Ape. – London, 1967.

Morris D. The Human Zoo. – N.-Y., 1969.

Penrose R. The Emperor's New Mind. – Oxford, 1990.

Sperry R. A modified concept of consciousness // Psychol. Rev. – 1969. – Vol. 76. – P. 532–536.

Stanley S. Macroevolution. – San Francisco, 1979.

Stent G. The Coming of the Golden Ape. A View of the End of Progress. – N.-Y., 1969.

Tattersall I., Matternes H. Once were not alone // Scientific Amer. – 2000. – Vol. 282. – P. 38–44.

Tiger L., Fox R. The Imperial Animal. – N.-Y., 1971.

Tobias P. The brain of the first hominids // Origins of the Human Brain. – Oxford, 1995.

Trivers R. Parental investment and sexual selection // Sexual Selection and the Descent of Man. – Chicago, 1972.

Trivers R. Social evolution. – Reading, 1985.

Verhaegen M. [et al.] Aquarboreal ancestors // Trends in Ecology and Evolution. – 2002. – Vol. 17, № 5. – P. 212–217.

Waddington C. The Evolution of an Evolutionist. – Edinburgh, 1975.

Whittaker R. New concept of kingdoms of organisms // Science. – 1969. – Vol. 163. – P. 150–160.

Wills Ch. When did Eva live? An evolutionary detective story // Evolution. – 1995. – Vol. 49. – P. 593–607.

Wilson A., Carlson S., White T. Biochemical evolution // Ann. Rev. Biochem. – 1977. – Vol. 46. – P. 573–639.

Wilson E. Sociobiology. The New Synthesis. – Cambridge, 1975.

Woese C., Magrum L., Fox G. Archaebacteria // J. Mol. Evol. –

1978. – Vol. 11. – P. 254–262.

Wood B. Origin and evolution of genus Homo // Nature. – 1992. – Vol. 355. – P. 783–790.

Wrangham R., Peterson D. Demonic males: Apes and the origins of human violence. – Boston, 1996.

Wynne-Edwards V. Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour. – Edinburgh – London, 1962.

Zahavi A. Mate selection – a selection for a handicap // J. Theor. Biol. – 1975. – Vol. 53. – P. 205–214.